А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

1

ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ 57

ВЫПУСКИ 1—12



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 57 (1972) № 1

УДК 581.132 : 582.03.035 : 58

Г. А. Одуманова-Дунаева

О РОЛИ ФОТОСИНТЕЗА В ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ

С 6 рисунками

G. A. ODUMANOVA-DUNAYEVA. ON THE ROLE OF PHOTOSYNTHESIS IN PHOTOPERIODICAL REACTION OF PLANTS

В работе представлен обзор литературы (с включением новых данных автора), иллюстрирующей активную роль фотосинтеза в фотопериодической реакции растений и взаимодействие фотоактивных систем фотосинтеза и фотоморфогенеза.

Для современного этапа развития физиологии растений характерно глубокое и детальное изучение механизма физиологических и биохимических процессов. Вместе с тем весьма важно использовать эти достижения при изучении растения как целого, чтобы выяснить роль отдельных процессов в явлениях роста и развития, для скороспелости и урожайности.

Нашей задачей являлось изучение роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений, выраженной репродуктивным развитием.

Проблема «растение и свет» насчитывает почти двухвековую давность, однако и теперь она далека от своего разрешения, представ перед физиологами во всей своей сложности и многогранности. Стало очевидным, что растения взаимодействуют с солнечным светом не только через систему фотосинтеза, но и через другие фотоактивные системы, существующие наряду с фотосинтетической.

Благодаря исследованиям последних десятилетий выявлены фотоактивные системы НЭР (низкоэнергетической реакции) и ВЭР (высокоэнергетической реакции). Большинство ученых, в том числе и такие авторитетные, как Хендрикс и Бортвик, считают фоторецептором этих систем хромопротеид фитохром (Hendricks, Borthwick, 1965; Hartmann, 1966; Borthwick и др., 1969, и др.). Многочисленными работами советских и зарубежных исследователей доказана регулирующая роль систем НЭР и ВЭР в фотопериодической реакции растений (Константинова, 1966; Мошков и др., 1968, и др.). Возникло сформулированное Г. Мором понятие о фотоморфогенезе, как результате контроля, который может осуществлять свет над ростом, развитием и дифференциацией растений независимо от фотосинтеза (Mohr, 1964; Мор, 1969, и др.). Однако даже если признать независимым первый акт действия света на фитохром, то дальнейшая цепь реакций и тем самым окончательный итог фотоморфогенеза, частным случаем которого является фотопериодическая реакция цветения, зависит от целого ряда процессов метаболизма. Среди них у аутотрофных растений фотосинтез должен занимать важное место.

Используя литературные данные и материалы наших исследований, мы постараемся показать большую роль фотосинтеза в фотопериодической реакции и наметить некоторые пути взаимодействия системы фотосинтеза и систем фотоморфогенеза, которые могут иметь значение для репродуктивного развития растений вообще и для фотопериодической реакции цветения, в частности.

Изучение фотопериодической реакции цветения в связи с фотосинтезом

Потребность в усиленном фотосинтезе при переходе растений к цветению была отмечена еще в начале столетия (Клебс, 1905; Wiesner, 1907; Klebs, 1918). Тесная связь двух процессов — фотосинтеза и развития — обнаруживается при исследовании фотосинтетической ассимиляции углекислоты в связи с фазами развития растений. Энергия фотосинтеза закономерно изменяется в процессе онтогенеза. Усиленная фотосинтетическая деятельность характеризует наиболее ответственную фазу развития — формирование репродуктивных органов (Катунский, 1939; Вальтер и др., 1941, и др.).

В целом ряде литературных источников можно найти данные о сопряженных изменениях интенсивности фотосинтеза и скорости фотопериодической реакции растений под влиянием длины дня. Энергичный газообмен сопровождает ускоренный темп развития в условиях оптимального фотопериода. По данным В. Н. Любименко и О. А. Щегловой (1927), короткодневные южные виды (*Benincasa carifera, Soja hispida*) увеличивают интенсивность и продуктивность фотосинтеза на коротком дне, тогда как длиннодневные северные виды (*Papaver* sp.), ускоряющие свое развитие на длинном дне, в этих же условиях обнаруживают и повышенную продуктивность фотосинтеза. Увеличение интенсивности фотосинтетического газообмена в связи с ускорением развития растений неоднократно подчеркивал в своих работах В. М. Катунский (1939а, 1941). В его опытах растения короткого дня (перилла, хризантема) фотосинтезировали более интенсивно на коротком дне, а растения длинного дня (ячмень, овес) — на длинном дне. В. А. Мухина (1960) отмечает повышенную интенсивность фотосинтеза у проса и чумизы (короткодневные растения) в условиях короткого дня, у ячменя — при прерывании темнового периода светом.

Параллельное изучение фотопериодической реакции цветения и интенсивности фотосинтеза, проведенное нами в середине 50-х годов, показало, что скорость репродуктивного развития типичного короткодневного растения периллы масличной *Perilla ocymoides* L. и интенсивность ее фотосинтеза возрастают при увеличении мощности света вплоть до их полного светового насыщения. Показатели обоих процессов выходят на плато при 60—70 вт/м^2 и освещенности в 4000—5000 люксов (Одуманова, 1959а).

Однако корреляция количественных показателей фотосинтеза и скорости репродуктивного процесса обнаруживается далеко не всегда. Об этом говорят результаты измерения интенсивности фотосинтеза при различной длине дня у проса и овса (Тагеева, 1931), у периллы масличной (Одуманова, 1959а), у рудбекии (Мухина, 1960), у периллы краснолистной и салата (Новицкий, 1962). Развитие абиссинской капусты *Brassica carinata* A. Braun ускоряется в коротковолновой части спектра, в то время как для ее фотосинтеза преимущественно используются красные лучи (Одуманова, 1959а; Мошков и Одуманова, 1959). Эти факты привели нас к выводу о том, что во взаимосвязи процессов репродуктивного развития и фотосинтеза ведущая роль принадлежит направленности ассимиляции. Параллелизм фотопериодической реакции и интенсивности фотосинтеза, часто наблюдаемый в опытах, скорее всего отражает изменение количества или активности, специфических для развития веществ, которое в этих случаях пропорционально скорости фотосинтетического усвоения CO_2 (Одуманова, 1959а, 1960).

Влияние фотопериодического режима затрагивает и пигментную систему фотосинтеза. Усиленное накопление хлорофилла в период перехода растений в репродуктивную фазу развития наблюдали Мурник (Murneek, 1937) и А. А. Зайцева (1940). М. Х. Чайлахян и Т. В. Баврина (1957) констатируют более высокое содержание хлорофилла и каротиноидов у короткодневных и длиннодневных растений в условиях оптимальной для развития длины дня. В конце 50-х годов появились работы Сиронваля, свидетельствующие о значительном влиянии длины дня на метаболизм

хлорофиллов *a* и *b* (Sironval, 1956—1957а,б) у длиннодневной лесной земляники, конопли, периллы, белены, каланхое. Как правило, повышенное содержание хлорофилла наблюдается в условиях длины дня, способствующей ускоренному репродуктивному развитию. Сиронваль неоднократно обращался к изучению хлорофилла и гемсодержащих веществ в растениях в зависимости от фотопериодического фактора и пришел к выводу об известной роли тетрапиррольных соединений в цепи реакций фотопериодизма (Sironval, 1958, 1962а,б).

Тесно связанный с фотосинтезом отток ассимилятов из листьев фотопериодически чувствительных видов интенсивнее протекает в условиях благоприятной для развития длины дня (Новицкий, 1962; Цыбулько, 1962; Цыбулько и Ястребов, 1968). Некоторые исследователи связывают транспорт материального стимула цветения из листа в точки роста с передвижением продуктов ассимиляции, обнаруживая еще один канал, по которому осуществляется взаимосвязь фотопериодической реакции с фотосинтезом (Lincoln и др., 1956; Carr, 1957; King и др., 1968). Такое предположение вполне реально с точки зрения теории переносчиков, развиваемой А. Л. Курсановым (1962).

Весьма эффективным приемом для изучения взаимосвязи фотопериодической реакции с фотосинтезом оказался метод исключения атмосферной углекислоты в период индукции благоприятной длиной дня. Пионерами исследований в этом направлении были Паркер, Бортвик, Гардер, Витш и Б. С. Мошков (Parcker, Borthwick, 1940; Harder, Witsch, 1941; Мошков, 1950, 1961). Они показали невозможность осуществления фотопериодической реакции ряда короткодневных растений в условиях, исключающих фотосинтез, несмотря на оптимальный для развития световой режим. Эти результаты подтвердились в более поздних работах, где, кроме того, была показана необходимость фотосинтеза в период фотопериодической индукции для длиннодневных растений (Fredericq, 1958, 1962; Одуманова, 1959б).

Однако полное исключение фотосинтеза на длительный срок не только неблагоприятно для фотопериодической реакции, но представляет угрозу и самому существованию растений. В исследованиях, начатых нами под руководством профессора Б. С. Мошкова в 1967 г., схемы опытов составлялись с таким расчетом, чтобы воздействие светом в атмосфере без углекислоты на взрослые растения не было длительным и не приносило заметного ущерба их жизнедеятельности. В таких опытах роль фотоморфогенеза и фотосинтеза в фотопериодической реакции изучалась на здоровых растениях, не испытавших резкого недостатка питательных веществ.

У типичного короткодневного растения периллы масличной *Perilla ocymoides* L. свет оказывает двоякое влияние на развитие. В течение короткого дня он ускоряет репродуктивный процесс. Удлинение светового периода за пределы верхней критической длины дня (равной 15 часам) или световой разрыв индуктивной ночи нарушает течение темновых процессов, связанных с фотопериодической реакцией, и препятствует цветению. В соответствии с этим в наших опытах с периллой изучалась природа светового действия, как ускоряющего развитие, так и подавляющего его. В большой серии опытов выращиваемая на непрерывном освещении перилла две недели получала 10-часовой день. Отдельные группы растений находились в световой период (лампы накаливания, 200—220 вт/м^2) в обычной атмосфере в течение 1, 2, 3, 4 и 6 часов. Остальное время их листья находились в герметичных стеклянных камерах, в токе воздуха, лишенного углекислоты. Другие группы растений все время выдерживались в атмосфере обычного воздуха и освещались две недели по 1, 2, 3, 4 и 6 часов в сутки, остальное время они находились в темноте. Контрольные растения две недели росли в условиях 10-часового дня в нормальной атмосфере.

Наблюдения за репродуктивным развитием периллы показали следующее (рис. 1). При длине дня, равной 1 часу, развитие периллы полностью подавляется. Дополнительное освещение в течение 9 часов в атмосфере без

CO_2 вызывает репродуктивные изменения точек роста на 28—30-й день опыта, на 60—65-й день эти растения начинают зацветать. С увеличением экспозиции на свету в нормальной атмосфере до 2 часов «нефотосинтетическое» действие дополнительного освещения ослабевает. При дальнейшем увеличении длительности фотосинтеза до 3, 4 и 6 часов в сутки свет в атмосфере без CO_2, дополняющий длину дня до 10 часов, уже не оказывает заметного влияния на морфогенез; темпы развития этих растений и растений, находившихся ежесуточно по 21, 20 и 18 часов в темноте, были почти одинаковыми, но значительно медленнее, чем у контрольных растений, нормально фотосинтезировавших по 10 часов в сутки и заложивших бутоны уже на 18—19-й день опыта.

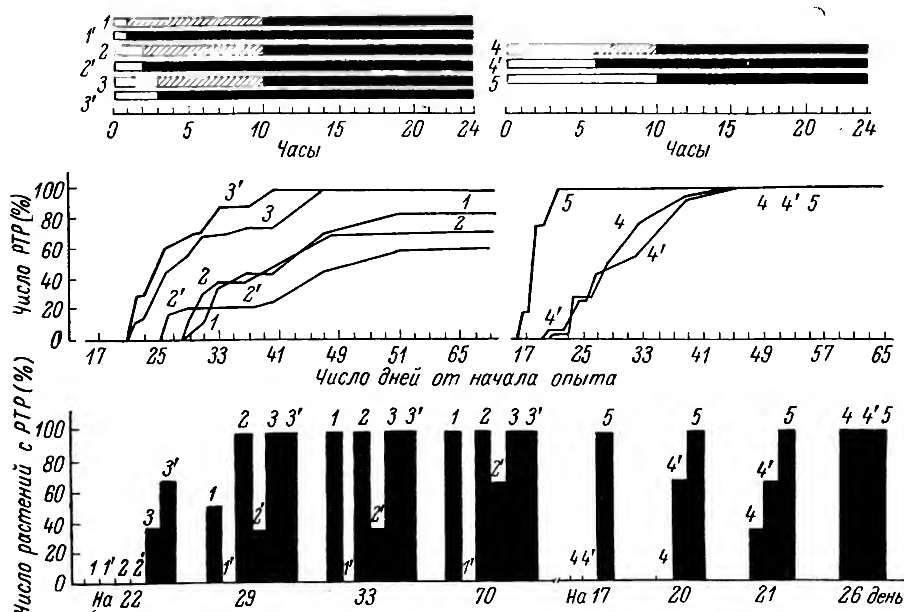


Рис. 1. Фотопериодическая реакция *Perilla ocymoides* L. при исключении атмосферной углекислоты или затемнении растений на разные сроки в течение 10-часового дня.

В верхней части рисунка изображены варианты опыта (*1—5*): *светлые полосы* соответствуют экспозиции растений на свету в обычной атмосфере, *косая штриховка* обозначает исключение атмосферной углекислоты на свету, *зачернены* темновые периоды актиноритма в нормальной атмосфере. РТР — репродуктивные точки роста.

Таким образом, световой контроль над развитием периллы в отсутствие фотосинтеза, выраженный в стимуляции зацветания, осуществляется у периллы лишь в ограниченных пределах — только на коротком дне, включающем период нормального фотосинтеза длительностью в 1—2 часа (т. е. период, близкий к нижней критической длине дня). Очевидно, нижний порог фотопериодической реакции периллы обусловлен не только недостаточностью фотосинтеза, но и ограничением процессов фотоморфогенеза. Следует отметить, что нормальная фотопериодическая реакция периллы осуществляется только при участии фотосинтеза.

В других опытах с периллой масличной темновая фаза актиноритма прерывалась светом в атмосфере обычного воздуха и в атмосфере, лишенной CO_2. Растения периллы, выращиваемой при непрерывном освещении, при выдерживании в течение двух недель в условиях 14-часового дня в обычной атмосфере через 19—20 дней перешли к закладке репродуктивных органов, а затем бутонизировали и цвели. Растения, находившиеся две недели в условиях 10-часовой ночи, прерывавшейся посередине 30 минутами или 1 часом света, в течение всего опыта (50—60 дней) оставались вегетативными, независимо от присутствия атмосферной углекислоты во время светового разрыва ночи (рис. 2, *А*). Следовательно,

темновые процессы, необходимые для нормального развития периллы, могут нарушаться светом, осуществляющим свое действие без видимой связи с фотосинтетической ассимиляцией CO_2, как в обычной атмосфере, так и в атмосфере без углекислоты.

У типичного длиннодневного растения абиссинской капусты *Brassica carinata* A. Braun удлинение дня вплоть до 24 часов ускоряет репродуктивное развитие. При непрерывном освещении (лампы накаливания, 200—220 вт/м²) капуста бутонизирует уже на 11—14-й день. При ежесуточном исключении атмосферной углекислоты из камер с листьями на 3, 6, 7 и 8 часов развитие у абиссинской капусты задерживается, несмотря на непрерывное освещение, в той же мере, как и при помещении растений в темноту на эти же сроки. Капуста, находившаяся по 9 часов в сутки на

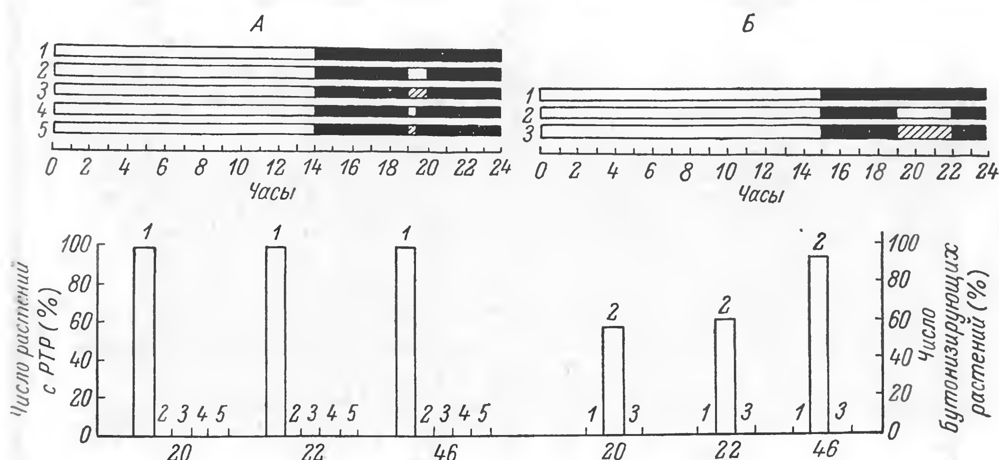


Рис. 2. Влияние атмосферной углекислоты в период светового разрыва ночи на фотопериодическую реакцию *Perilla ocymoides* L. (*А*) и *Brassica carinata* A. Braun (*Б*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

свету в атмосфере без CO_2 или по 9 часов в сутки в темноте, оставалась вегетативной (рис. 3).

Исключение атмосферной углекислоты на 3 часа в течение 18-часового дня также препятствует репродуктивному развитию абиссинской капусты (в обычной атмосфере при 18-часовом дне растения бутонизируют на 17—25-й день).

В неоднократно повторенных опытах с абиссинской капустой, выращиваемой на коротком дне, в течение 10 суток 9-часовая ночь прерывалась тремя часами света. Контрольные растения, находившиеся в обычной атмосфере и нормально фотосинтезировавшие во время светового разрыва ночи, через 20—22 дня перешли к бутонизации, а затем к цветению. Растения, листья которых лишались атмосферной углекислоты в период светового разрыва ночи, а также экземпляры, находившиеся в обычной атмосфере в условиях 15-часового неиндуктивного дня, оставались вегетативными до конца опыта (60 дней) (рис. 2, *Б*).

Таким образом, световой контроль над репродуктивным развитием длиннодневного растения абиссинской капусты в отсутствие одновременно идущего фотосинтеза не обнаружен. Вопреки распространенному среди исследователей априорному мнению об отсутствии связи световых реакций при разрыве ночи с фотосинтезом, эти реакции у длиннодневного растения оказались невозможными при исключении фотосинтетической ассимиляции углекислоты.

Результаты опытов с исключением фотосинтеза методом удаления атмосферной углекислоты согласуются с наблюдениями за фотопериодической реакцией растений длинного дня, обработанных ингибитором фотосинтеза дихлорфенилдиметилмочевиной (ДХФДМ). Подавление фото-

синтеза в условиях длинного дня полностью исключало цветение плевела опьяняющего *Lolium temulentum* L. (Evans и др., 1965) и рудбекии *Rudbeckia bicolor* (Баврина и др., 1969).

В итоге обнаружена неразрывная связь фотопериодической реакции длиннодневных растений с фотосинтезом. Возможно, этот факт лежит в основе принципиальных различий между растениями разных фотопериодических групп.

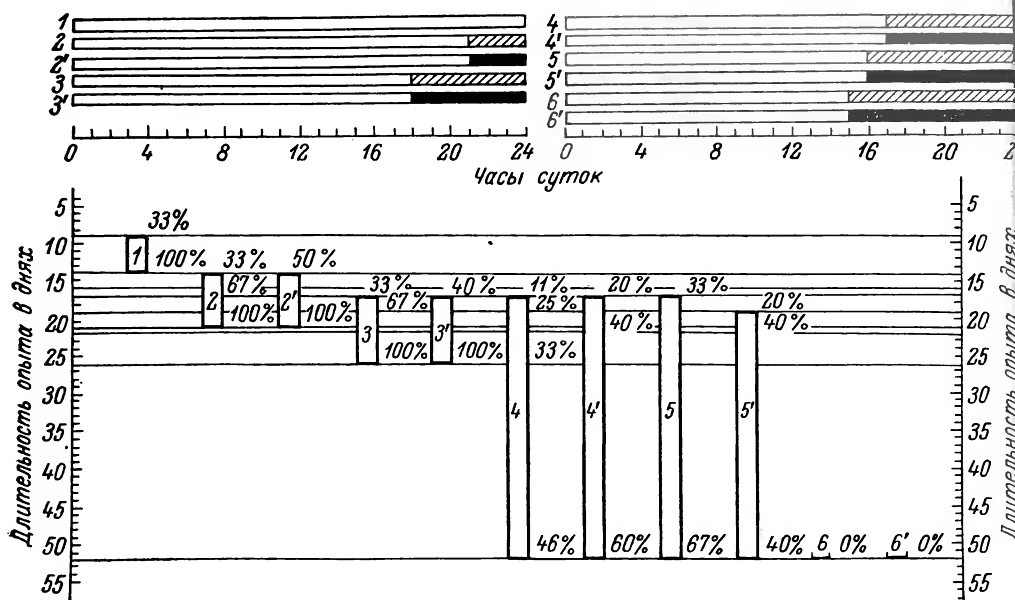


Рис. 3. Фотопериодическая реакция *Brassica carinata* A. Braun при ежесуточном исключении атмосферной углекислоты (в условиях непрерывного освещения) или затемнения растений на разные сроки.

Условные обозначения те же, что и на рис. 1. *Цифры справа от столбиков* указывают процент бутонизирующих растений.

Взаимодействие систем фотоморфогенеза и фотосинтеза и его роль в фотопериодической реакции цветения

Результаты изучения фотопериодической реакции растений в связи с фотосинтезом ставят вопрос о взаимодействии системы фотоморфогенеза и системы фотосинтеза.

Многочисленные исследования, выполненные русскими и зарубежными авторами, свидетельствуют о том, что формирование фотосинтетического аппарата у зеленеющих растений протекает при участии фотоактивных систем фотоморфогенеза. Образование тонкой структуры хлоропластов из пропластид и накопление хлорофилла могут происходить в условиях, исключающих фотосинтез: на свету при обработке растений ДХФДМ (Schiff и др., 1967) или в отсутствие атмосферной углекислоты (Драбкин, 1948), при длительном освещении дальним красным светом с длиной волн 690—800 нм (Häcker, 1967). Система фитохрома принимает непосредственное участие в создании активного аппарата фотосинтеза. Импульсы красного света стимулируют образование протохлорофиллида у этиолированных растений и тем самым ускоряют синтез хлорофилла. Облучение дальним красным светом вслед за красным светом подавляет этот процесс (Mego, Jagendorf, 1961; Rudolph, 1965; Шлык и др., 1966; Годнев и др., 1966; Kasemir, Mohr, 1967, и др.). Длительное освещение синим светом, характеризующее ВЭР фотоморфогенеза, влияет на размеры и структуру хлоропластов, способствует накоплению в них специфических белков и ускоряет синтез хлорофилла (Bergfeld, 1964; Rudolph, 1965; Ашур и Осипова, 1965, и др.).

Формирование активных хлоропластов связано с новообразованием ферментов фотосинтеза, осуществляющих первичную фиксацию углекислоты и дальнейшее превращение образовавшихся продуктов.

В недавних работах (Grachem и др., 1968, 1970) доказано регулирующее действие фитохрома на синтез важнейших ферментов цикла Кальвина: рибулезо-дифосфат-карбоксилазы (белок «фракции 1»), НАДФ-глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназы и фруктозо-1-6-дифосфатазы. Эти ферменты синтезируются в этиолированных растениях гороха в темноте под влиянием коротких 5-минутных экспозиций на красном свету, в отсутствие синтеза хлорофилла. Последующая экспозиция на дальнем красном свету аннулирует этот эффект. Подобные данные получены для проростков овса и пшеницы. У растений, осуществляющих фиксацию углекислоты по пути, обнаруженному Хетчем и Слейком (Hatch, Slack, 1966, и др.), при участии карбоксилазы фосфоэнолпировиноградной кислоты и аденилаткиназы (например, у кукурузы), синтез этих ферментов в 7—10 раз усиливается при 3-минутных экспозициях этиолированных проростков на красном свету. Наряду с этим наблюдается значительное увеличение активности ферментов цикла Кальвина. Повышение активности перечисленных ферментов происходит за счет индуцированного фитохромом новообразования ферментных белков, что доказывается опытами с применением ингибиторов белкового синтеза (хлорамфеникола и циклогексимида).

Представленные данные показывают, что с низкоэнергетической и высокоэнергетической реакциями фотоморфогенеза связаны отдельные ступени формирования хлоропластов, приводящие в конечном итоге к созданию мощного рибосомального аппарата синтеза белка, фотохимического аппарата фотосинтеза и ферментных белков, участвующих в ассимиляции углекислоты.

Участие систем фотоморфогенеза не ограничивается становлением фотосинтетического аппарата, а продолжается и далее; они регулируют его деятельность, воздействуют на количественные показатели фотосинтеза и его направленность.

Уже давно отмечалось в литературе влияние длительного освещения цветным светом на состав продуктов фотосинтеза. Под действием синего света усиливается синтез азотсодержащих веществ, в красных лучах образуются преимущественно углеводы. В настоящее время изменение направленности фотосинтеза при длительном освещении синим светом и связанный с этим усиленный синтез белка и нуклеиновых кислот рассматривают как фотоморфогенетический эффект ВЭР (Ничипорович, 1953; Ohlenroth, Mohr, 1963, 1964; Воскресенская, 1965; Воскресенская и Нечаева, 1967; Ничипорович и др., 1968; Андреева, 1969).

Качественное своеобразие в ассортименте продуктов фотосинтеза в свою очередь может служить фактором, регулирующим и направляющим процессы роста и развития растений.

Хочется напомнить, что такое решение вопроса предвидел еще в 30-х годах В. Н. Любименко. В своей монографии «Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире» (1935) он писал: «У высших растений постепенное приспособление к световому образу жизни привело к тому, что помимо первичных реакций синтеза углеводов свет стал утилизироваться в процессах усвоения ассимилятов, превращения их в конструктивные части организма, то есть в процессах роста и развития» (стр. 216). И далее: «Условия освещения, благоприятные для первой фазы фотосинтеза, могут быть менее благоприятны для вторичных фотохимических реакций... Если красные лучи наиболее активны в первичной фазе фотосинтеза, то есть синтеза углеводов, то синие и фиолетовые, наоборот, более активны во вторичной фазе превращения и усвоения ассимилятов» (стр. 217).

Испытывая влияние систем фотоморфогенеза, фотосинтез и его продукты также активно воздействуют на фотоморфогенетические процессы, в том числе и на фотопериодическую реакцию. Осуществление реакций фотоморфогенеза связано с затратой энергии и субстратов, а следовательно

всегда обусловлено фотосинтезом, протекающим в зеленом растении или овеществленном в виде запасных питательных веществ в тканях взрослого растения, в прорастающих семенах и этиолированных проростках (Miller I., P. Miller, 1961; Price и др., 1964, и др.). При длительном выращивании растений в отсутствие света или при культивировании альбиносных мутантов используется подкормка растений сахарами.

Сахара, возникшие в процессе фотосинтеза или искусственно введенные в растения, отнюдь не являются пассивными участниками реакций фотоморфогенеза. В работах Каминга (Cumming, 1969, и др.) при изучении фотопериодической реакции различных экотипов *Chenopodium rubrum* L. отмечен тонкий эффект взаимодействия концентрации сахаров и фитохрома при различной продолжительности свето-темновых воздей-

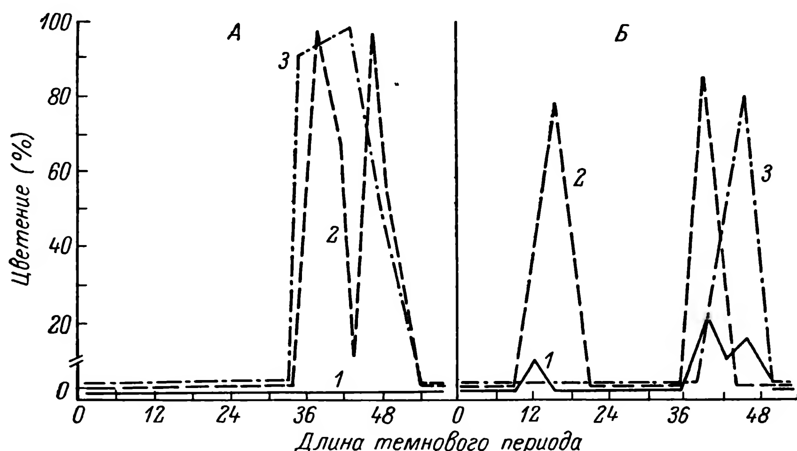


Рис. 4. Влияние длины темнового периода, уровня фитохрома $Ф_{730}$ и концентрации сахарозы в питательной среде на фотопериодическую реакцию *Chenopodium rubrum* L. (Cumming, 1969).

А — флуоресцентный свет до и после темноты; Б — свет ламп накаливания до и после темноты. *Кривая 1* — растения на питательном растворе Хогланда; *кривая 2* — то же с добавлением 0.3М сахарозы; *кривая 3* — то же с добавлением 0.6М сахарозы.

ствий. В одном из опытов через 4—5 дней после прорастания семян растения освещались сутки флуоресцентным светом или светом ламп накаливания, а затем помещались в темноту, длительность которой варьировала для разных групп от 0 до 54 часов. После темнового воздействия разной продолжительности растения выставлялись на постоянный свет (или флуоресцентный, или ламп накаливания). Часть растений выращивалась на питательном растворе Хогланда, другая часть — на том же растворе с добавлением 0.3М сахарозы, третья — с добавлением 0.6М сахарозы. Таким образом, в описанных опытах изменяли количество фитохрома $Ф_{730}$ (под влиянием источников света с разным соотношением красных и дальних красных лучей), концентрацию сахарозы в среде и свето-темновой режим. Результаты опытов показали, что цветение может осуществляться только при определенном соотношении длины темнового периода, уровня активной формы фитохрома и углеводного питания (рис. 4). Оно может быть подавлено при недостатке $Ф_{730}$ или избытке сахарозы при коротких экспозициях в темноте, может проявляться с разной интенсивностью после длительных периодов темноты в зависимости от соотношения $Ф_{730}$/сахароза. Следовательно, для индукции цветения в определенных свето-темновых условиях необходим вполне определенный уровень $Ф_{730}$ и сахарозы в определенном сочетании.

Есть данные, что избыток углеводов тормозит прохождение фотопериодической реакции цветения у ряда короткодневных растений при оптимальном фотопериоде (Чайлахян, 1947; Posner, 1969).

Можно с полным основанием сказать, что фотосинтез является материальной основой всех разнообразных реакций фотоморфогенеза. Вместе с тем вряд ли было бы правильным представить роль фотосинтеза в фотоморфогенезе растений (и в фотопериодической реакции) исключительно как поставщика массовых пластических веществ и энергии. Имеющиеся в нашем распоряжении литературные данные позволяют думать иначе.

При исследовании фотопериодической реакции цветения у *Lemna perpusilla* Torr. (Schuster, Kandeler, 1970) была выявлена роль фотосинтеза как продуцента некоторых активных в фотоморфогенезе продуктов, отличных от углеводов. Этот вид ряски зацветает обычно на коротком дне, но при усилении освещения до 30 кэрг/см^2 · сек и добавке ионов меди в питательную среду ряска зацветает в условиях длинного 20-часового дня. Положительное действие интенсивного света оказалось обусловленным процессом фотосинтеза. Это было выяснено при введении в питательную среду ингибитора фотосинтеза ДХФДМ (2—3 · 10^{-7} М). В указанной концентрации ингибитор полностью подавляет фотосинтез и цветение ряски, которое не восстанавливается при одновременном введении сахарозы. Ростовые процессы в присутствии ингибитора фотосинтеза и сахарозы почти не изменяются по сравнению с контролем (среда без добавления ингибитора) (рис. 5).

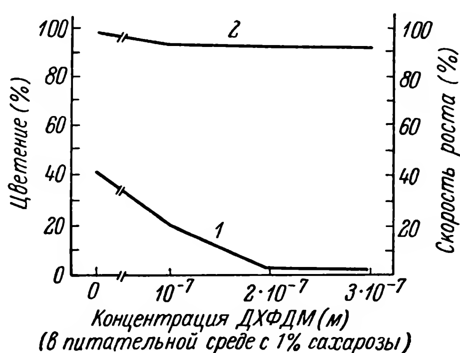


Рис. 5. Фотопериодическая реакция цветения *Lemna perpusilla* Torr. в условиях 20-часового дня в присутствии ингибитора фотосинтеза (ДХФДМ) в питательной среде, содержащей сахарозу (Schuster, Kandeler, 1970).

Кривая 1 — цветение; *кривая 2* — скорость роста.

Аналогичные данные были получены Т. В. Бавриной с сотрудниками (1969). В их опытах рудбекия, обработанная ДХФДМ (т. е. в отсутствие фотосинтеза), утрачивала способность к цветению на длинном дне, результаты не изменялись при одновременной подкормке растений 2%-м раствором сахарозы.

Специфика процесса фотосинтеза обнаруживается и на клеточном уровне, например при синтезе фермента нитратредуктазы. Этот фермент образуется в присутствии нитратов, света и CO_2. В темноте и на свету в отсутствие углекислоты активность фермента снижается до нуля. Это снижение не предотвращается введением в лист дополнительных сахаров (Воскресенская, 1965; Kannangara, Woolhouse, 1967).

Из рассмотренных материалов можно сделать очень интересный вывод: углеводное подкармливание не компенсирует полностью отсутствия фотосинтеза. Очевидно, в процессе фотосинтеза образуются некоторые биологически активные вещества, стимулирующие ряд физиолого-биохимических процессов и регулирующие цветение. В пользу такого предположения свидетельствуют данные о возникновении в ходе фотосинтеза веществ типа цитокининов (Бутенко и др., 1960; Зейналова и др., 1967; Ничипорович и др., 1967; Зейналова, 1969). Эти вещества способствуют нормальному осуществлению реакции морфогенеза. Есть указания на участие производных нуклеинового обмена в фотопериодической реакции короткодневных растений: периллы краснолистной *Perilla nankinensis* и ипомеи *Pharbitis nil* Chois. (Чайлахян, Бутенко, 1959; Чайлахян и др., 1961).

В работах Хильмана, Пауеля, Гриффитса (Hillman, 1957; Powell, Griffith, 1960) показано, что стимулирующий ростовые процессы красный свет (а, следовательно, активная форма фитохрома) может быть заменен кинетином, действующим синэргично с красным светом и ослабляющим эффект облучения дальним красным светом.

Механизм действия фотосинтеза на различные процессы фотоморфогенеза и репродуктивное развитие еще ждет своей расшифровки. Некоторые попытки в этом направлении можно увидеть в работах Н. П. Красинского и его сотрудников (Красинский и др., 1947, 1955). Используя широкий набор растений, эти исследователи установили сдвиг показателей окислительно-восстановительных свойств тканей листа (Eh, pH и редуцирующей силы) в сторону восстановления под влиянием интенсивного фотосинтеза и инъекции сахаров, причем, введение в лист сахаров оказалось менее эффективным, чем активный фотосинтез. Снижение интенсивности фотосинтеза при слабом освещении вновь приводит к сдвигу окислительно-восстановительного режима тканей в сторону окисления. Это коррелирует с отсутствием или запаздыванием цветения у исследованных растений (кукуруза, просо, редис, конопля, мак, огурцы).

Успехи в изучении механизма фотосинтеза позволяют объяснить на современном уровне усиление восстановительных процессов в клетках при фотосинтезе. Теперь известно, что первыми стабильными продуктами световой реакции фотосинтеза являются АТФ и НАДФ$\cdot H_2$; возможно, им предшествует некий фотохимический восстановитель или ферредоксин. Возникший в результате фотохимической реакции фотосинтеза восстановитель может использоваться не только для ассимиляции CO_2, но и для других восстановительных реакций (Арнон, 1962; Воскресенская, 1965). Не исключена возможность влияния фотосинтеза на скорость репродуктивного развития растений через изменение окислительно-восстановительных условий в тканях, а именно, через усиление восстановительных свойств клеток.

Приведенные материалы интересно сопоставить с сообщениями о сдвигах окислительно-восстановительного режима тканей в процессе осуществления реакций фотоморфогенеза. При наблюдении за ростом дисков из этиолированных листьев фасоли Клейн и Эдсал (Klein, Edsal, 1966) обнаружили возможность замены активирующего действия красного света ($Ф_{730}$) довольно большим ассортиментом восстановителей, среди которых был цистеин, аскорбиновая кислота, соли закисного железа. Эти соединения имитировали влияние красного света и действовали синэргично с ним. Напротив, некоторые окислители (цистин, соли окисного железа, перекись водорода и др.) имитировали действие дальнего красного света, снимающего эффект красного света и восстановителей, и действовали синэргично с дальним красным облучением. По мнению Хендрикса и Бортвика (Hendricks, Borthwick, 1967), проанализировавших кинетику фотореакций с участием фитохрома $Ф_{730}$, этот пигмент влияет на изменение проницаемости клеточных мембран (вероятно, через изменение электрического заряда).

Цитированный нами материал позволяет сделать вывод о синэргическом действии фотосинтеза и фитохрома в реакциях растений на свет.

Две небольшие, но очень изящные работы Бергфельда (Bergfeld, 1964, 1965) хорошо иллюстрируют характер взаимосвязи фотоморфогенеза и фотосинтеза на примере развития гаметофита папоротника *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott при освещении красным и синим светом. В процессе зеленения гаметофита в клетках формируются хлоропласты, размеры которых на синем свету были в 1.5 раза больше, чем на красном. Добавление в питательную среду ингибитора белкового синтеза (d-1-5-метилтриптофана) в концентрации $2.5 \cdot 10^{-4}$-$2.5 \cdot 10^{-5}$M почти не изменяло размеров хлоропластов на красном свету, но значительно (в 1.5 раза) уменьшало поперечник хлоропластов у растений на синем свету. Таким образом, автор доказывает, что увеличение размера хлоропластов отражает усиление синтеза белка на синем свету. Очевидно, синтез белка, возросший под влиянием синего света, является синтезом специфических белков хлоропластов. Далее Бергфельд провел наблюдения за морфогенезом папоротника. Формирование нормального трехмерного гаметофита осуществляется под влиянием синих лучей спектра, красные лучи обусловливают лишь нитевидный рост заростка. В присутствии d-1-5-метилтриптофана нормаль-

ный морфогенез папоротника на синем свету подавляется. Но основании этих данных можно отметить корреляцию между усилением синтеза белка хлоропластов и нормальным ходом развития гаметофита папоротника, а также установить последовательные этапы этой фотоморфогенетической реакции: взаимодействие фоторецептора со светом — формирование хлоропластов — образование специфических белков хлоропластов (в том числе структурных и ферментных) — физиологическая реакция, выраженная в развитии гаметофита. Выключение среднего звена (с помощью ингибитора белкового синтеза) нарушает всю цепь реакций и подавляет развитие папоротника. Оказывается, что действие системы фотоморфогенеза опосредовано работой системы фотосинтеза, его направленностью.

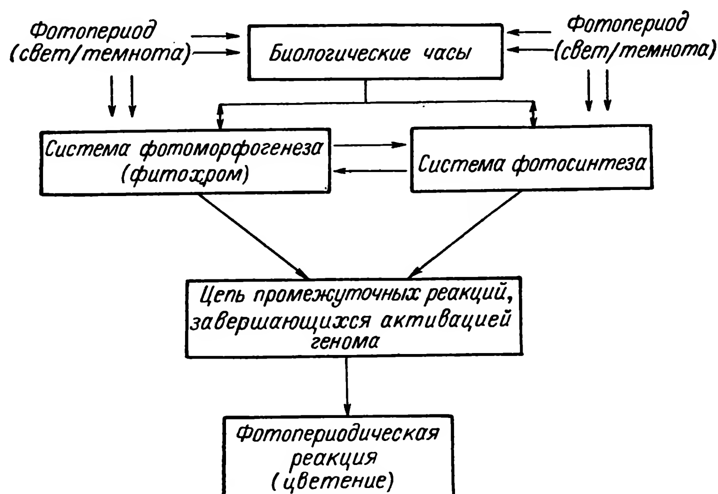


Рис. 6. Схема осуществления фотопериодической реакции растений (с учетом роли фотосинтеза и его взаимодействия с фотоактивными системами фотоморфогенеза).

В целях суммирования выводов, вытекающих из нашего обзора, мы составили схему, поясняющую место и роль фотосинтеза в фотопериодической реакции аутотрофных растений и взаимодействие системы фотосинтеза с системой фитохрома. Учитывая роль эндогенного ритма в метаболизме фитохрома и работе фотосинтетического аппарата (Беликов и Моторина, 1958; Одуманова, 1961; Бюннинг, 1961, и др.), в схеме отражено также влияние «биологических часов» на системы фотоморфогенеза и фотосинтеза (рис. 6).

Подытоживая материалы настоящего обзора, можно заключить, что в фотопериодической реакции цветения, регулируемой фотоактивными системами фотоморфогенеза (в частности, фитохромом), фотосинтез и его прямые и вторичные продукты играют значительную роль. В связи с этим определение фотоморфогенеза, данное Г. Мором, нуждается в уточнении. Фотосинтез участвует в фотопериодической реакции цветения и других процессах фотоморфогенеза, не только ускоряя или затормаживая эти реакции, но и обусловливая возможность их осуществления.

Выводы

1. Фотосинтез участвует в осуществлении фотопериодической реакции растений и является ее материальной основой. Особенно тесная связь фотопериодической реакции с процессом фотосинтеза наблюдается у длиннодневных растений.

2. Фотосинтез может влиять на фотопериодическую реакцию цветения через направленный синтез основных субстратов и биологически активных

веществ, образующихся в процессе фотосинтеза, путем усиления оттока с ассимилятами некоторых стимуляторов развития из листьев к точкам роста, через изменение окислительно-восстановительного режима тканей в сторону восстановления.

3. Есть основания полагать, что в процессе осуществления фотопериодической реакции работа фотоактивных систем фотоморфогенеза и фотосинтеза протекает в тесном взаимодействии.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Т. Н. (1969). Фотосинтез и азотный обмен листьев. — Арнон Д. И. (1962). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Тр. V Международн. бот. конгр., Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза: 208—239. — Ашур Н. И., О. П. Осипова. (1965). Влияние спектрального состава света на фотосинтетический аппарат растений. ДАН СССР, 163, 2. — Баврина Т. В., Н. П. Аксенова, Т. Н. Константинова. (1969). К вопросу об участии фотосинтеза в фотопериодизме. Физиолог. раст., 16, 3. — Беликов П. С., М. В. Моторина. (1958). О суточных ритмах фотосинтеза. ДАН СССР, 123, 1. — Бриллиант В. А. (1949). Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. — Бриллиант В. А., Г. С. Горбунова. (1955). Эколого-физиологическая направленность в изучении фотосинтеза и его продуктивности. Тр. Инст. физиол. раст., 10. — Бутенко Р. Г., А. А. Ничипорович, Н. Н. Протасова. (1960). О биологическом значении разнокачественности продуктов фотосинтеза. ДАН СССР, 135, 1. — Бюннинг Э. (1961). Ритмы физиологических процессов («физиологические часы»). — Вальтер О. А., М. Ф. Лилиенштерн, З. А. Чижевская. (1941). Сравнительное исследование энергии фотосинтеза у мужских и женских растений конопли. Тр. БИН АН СССР, Эксперимент. бот., сер. IV, 5. — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. — Воскресенская Н. П., Е. П. Нечаева. (1967). Действие синего, красного и зеленого света на содержание белка, нуклеиновых кислот и хлорофилла в молодых растениях ячменя. Физиол. раст., 14, 2. — Воскресенская Н. П., И. С. Ошмарева, Ю. В. Крылов. (1968). Влияние длительного и кратковременного действия синего света на фотосинтез растений гороха. ДАН СССР, 182, 6. — Годнев Т. Н., Н. К. Акулович, К. Н. Орловская, В. Н. Домаш. (1966). О влиянии фитохромной системы на формирование пигментов в тканевой культуре моркови. ДАН СССР, 169, 3. — Драбкин Б. С. (1948). Влияние зеленения на каталазное действие этиолированных проростков. Биохимия, 13, 2. — Зайцева А. А. (1940). О зависимости между накоплением хлорофилла и развитием растений. ДАН СССР, 27, 8. — Зейналова С. С. (1969). Оценка биологической активности экстрактов из листьев растений, выращенных на свету разного спектрального состава. Физиолог. раст., 16, 2. — Зейналова С. С., Р. Г. Бутенко, А. А. Ничипорович. (1967). Кининовая активность экстрактов из листьев фасоли, выращенной на свету разного спектрального состава. ДАН СССР, 176, 4. — Катунский В. М. (1939а). Об изменении фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой углекислотного удобрения. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Катунский В. М. (1939). Углеродное питание растений и урожай. В сб. работ, посвященных 70-летию со дня рожд. В. Л. Комарова. — Катунский В. М. (1941). Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений. В сб. работ по физиологии растений (памяти К. А. Тимирязева). — Клебс Г. (1905). Произвольное изменение растительных форм. — Константинова Т. Н. (1966). Фотохимические и темновые реакции фотопериодизма растений. Успехи совр. биолог., 61, 1. — Красинский Н. П., В. А. Валутина, Е. А. Пряхина. (1947). Влияние фотосинтеза на окислительно-восстановительный режим клеток листовых тканей. ДАН СССР, 8, 7. — Красинский Н. П., В. А. Валутина, Е. А. Пряхина-Конькова. (1955). Влияние интенсивности света на окислительно-восстановительный режим растений в связи с фотосинтезом. Физиолог. раст., 2, 1. — Курсанов А. Л. (1962). Метаболизм первичной ассимиляции ионов и теория клеточных переносчиков. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Любименко В. Н., О. А. Щеглова. (1927). О фотопериодической адаптации. Журн. русск. бот. общ. при АН СССР, 12, 1. — Мор Г. (1969). Свет и морфогенез растений. В кн.: Материалы Международн. симпоз. «Продуктивность фотосинтезирующих систем», ч. 2. — Мошков Б. С. (1950). Физиологическая природа фотопериодической реакции растений. Проблемы ботаники, 1. — Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова. (1959). Камера для изучения основных физиологических функций листа. Бюлл. научно-техн. информации по агроном. физике, 5—6. — Мошков Б. С., С. Л. Пумпянская, Л. Я. Фукшанский. (1968). Общая модельная схема фотопериодической реакции растений. В сб. трудов по агроном. физике. Светофизиология, 15. — Мухина В. А. (1960). Дневной ход фотосинтеза и отток ассимилятов в период световой стадии у некоторых короткодневных и длиннодневных растений. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Эксперимент. бот., 14. — Ничипорович А. А. (1953). Продукты фотосинтеза и физиологическая

роль фотосинтетического аппарата растений. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 8, 1. — Ничипорович А. А., О. П. Осипова, М. К. Николаева, Е. Т. Романко, Х. Я. Хейн, Г. А. Слободская, Ю. В. Крылов. (1967). Активность фотосинтетического аппарата растений и азотный обмен. Физиолог. раст., 14, 5. — Новицкий Ю. И. (1962). Фотосинтез и распределение меченого углерода у периллы и салата на разных фотопериодах. Автореф. канд. диссерт. — Одуманова Г. А. (1959а). Фотосинтез растений в условиях искусственного освещения и его связь с репродуктивным развитием. Автореф. канд. диссерт. — Одуманова Г. А. (1959б). О связи фотосинтеза с фотопериодизмом. ДАН СССР, 124, 3. — Одуманова Г. А. (1959в). Суточный ход фотосинтеза в условиях искусственного освещения. Физиол. раст., 6, 5. — Одуманова Г. А. (1960). Влияние искусственного освещения на фотосинтез и репродуктивное развитие растений. Физиолог. раст., 7, 6. — Тагеева С. В. (1931). Опыт изучения фотосинтеза в связи с фотопериодизмом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 5. — Цыбулько В. С. (1962). Суточные изменения содержания продуктов ассимиляции в листьях длиннодневных и короткодневных культур. Физиолог. раст., 9, 5. — Цыбулько В. С., Ф. С. Ястребов. (1968). Отток продуктов ассимиляции у сорго в условиях кратковременного прерывания ночи светом. Физиолог. раст., 15, 4. — Чайлахян М. Х. (1947). О природе задерживающего цветение действия листьев. ДАН СССР, 55, 1. — Чайлахян М. Х., Т. В. Баврина. (1957). Влияние длины дня на содержание пигментов в листьях растений. Физиолог. раст., 4, 4. — Чайлахян М. Х., Р. Г. Бутенко. (1959). Влияние аденина и кинетина на дифференцировку цветочных почек у изолированных верхушек периллы. ДАН СССР, 129, 1. — Чайлахян М. Х., Р. Г. Бутенко. (1961). Влияние производных нуклеинового обмена на рост и цветение ипомеи (*Pharbitis nil* Chois.). ДАН СССР. 141, 5. — Чайлахян М. Х., Р. Г. Бутенко, И. И. Любарская. (1961). Влияние производных нуклеинового обмена на рост и цветение периллы краснолистной. Физиолог. раст., 8, 1. — Шлык А. Л., Г. Е. Савченко, Е. М. Станишевская, С. Н. Шевчук, В. И. Гапоненко, О. А. Гаттих. (1966). Роль фитохрома в метаболизме хлорофилла в зеленом растении. ДАН СССР, 171, 6. — Bergfeld R. (1964). Der Einfluss roter und blauer Strahlung auf die Ausbildung der Chloroplasten bei gehemmter Proteinsynthese. Zeitschr. Naturforsch., 19b, 11. — Bergfeld R. (1965). Zellteilung und Morhpogenese der Vorkeime von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott in hellroter und blauer Strahlung bei Hemmung der Proteinsinthese. Zeitschr. Naturforsch., 20b, 6. — Borthwick N. A., S. B. Hendricks, M. G. Schneider, R. B. Taylorson, V. K. Toole. (1969). The high-energy light action controlling plant responses and development. Proc. Acad. Sci. USA, 64, 2. — Carr D. J. (1957). On the nature of photoperiodic induction. IV. Preliminary experiments on the effect of light following the inductive long dark period in *Xanthium pensilvanicum*. Physiol. plantarum, 10, 2. — Cumming B. G. (1969). Circadian rhythms of flower indication and their significance in photoperiodic response. Canad. Journ. Bot., 47, 2. — Evans L. T., H. A. Borthwick, S. B. Hendricks. (1965). Inflorence initiation in *Lolium temulentum* L. VII. The spectral dependens of induction. Austral. Journ. Biol. Sci., 18, 3. — Fredericq H. (1958). On the significance of carbon dioxide of the air for flower bud initiation. Biol. Jaarb., 26. — Fredericq H. (1962). Le rôle gazcarbonicque de l'air pendaut les jours courts des cycles inductifs chez *Kalanchoe blossfeldiana* et *Perilla crispa*. Bull. Soc. Roy. Bot., Belgique, 94, 1. — Grachem D., A. M. Grieve, R. M. Smillie. (1968). Phytochrome as primary photoregulator of the synthesis of Calvin cycle ensimes in etiolated Pea seedlings. Nature, 218, 5136. — Grachem D., M. D. Hatch, C. R. Slack, R. M. Smillie. (1970). Light-induced formation of enzymes of the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in detached leaves; Phytochemistry, 9, 3. — Häcker M. (1967). Der Abbau von Speicherprotein und die Bildung von Plastiden in den Kotyledonen des Senfkeimlings (*Sinapis alba*) unter dem Einfluss des Phytochroms. Planta (Berl.), 76, 4. — Harder R., H. Witsch. (1941). Über die Bedeutung der Kohlensaure und der photoperiodischer Belichtung für die Blütenbildung der *Kalanchoe blossfeldiana*. Naturwissensch., 29, 50/51. — Hartmann K. M. (1966). A general hypothesis to interpret high phenomena of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. Photochem. Photobiol., 5, 5—6. — Hatch M. D., C. R. Slack. (1966). Photosynthesis by sugarcane leaves: a new carboxylation reaction of sugar formation. Biochem. Journ., 101, 1. — Hendricks S. B., H. A. Borthwick. (1965). The physiological functions of phytochrome. In: Chemistry and biochemistry of pigments. — Hendricks S. B., H. A. Borthwick. (1967). The function of phytochrome in regulation of plant growth. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 58. — Hillman W. S. (1957). Non-photosynthetic light requirement in *Lemna minor* and its partial satisfaction by kinetin. Science, 126, 3265. — Kannangara C. G., H. W. Woolhouse. (1967). The role of carbon dioxide, light and nitrate in the synthesis and degradation of nitrate reductase in leaves of *Perilla frutescens*. New Phytologist, 66, 4. — Kasemir H., H. Mohr. (1967). Die Wirkung von Phytochrom und Actinomycin D auf die Chlorophyll A-Synthese. Planta (Berl.), 72, 2. — King R. W., L. T. Evans, I. F. Wardlaw. (1968). Translocation the floral stimulus in *Pharbitis nil* in relation to that of assimilates. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 59, 4. — Klebs G. (1918). Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora, 3 (112). — Klein R. M., P. S. Edsal. (1966). Substitution of redox chemicals for radiation in phytochrome-mediated photomorphogenesis. Plant Physiol., 41, 6. — Lincoln R. G., K. A. Raven, K. C. Hamner.

(1956). Certain factors influencing expression of the flowering in *Xanthium*. Bot. Gaz., 117, 3. — M e g o I. L., A. T. J a g e n d o r f. (1961). Effect of light on growth of Black Valentine bean plastides. Biochem. Biophis. acta, 53, 2. — M i l l e r I. H., P. M. M i l l e r. (1961). The effect of different light conditions and sucrose on the growth and development of the gametophyte of the fern *Onoclea sensibilis*. Amer. Journ. Bot., 48, 2. — M o h r H. (1964). The control of growth and development by light. Biol. rev. (Cambrige), 39, 1. — M u r n e e k A. (1937). Biochemical studies of photoperiodism in plants. Res. Bull. Univ. Missuori, Gellage Agric. Exp. St., 268. — O h l e n r o t h K., H. M o h r. (1963). Die Steigerung der Proteinsynthese und der Morphogenese bei Farnvorkeimen durch Licht. Planta, 59, 4. — O h l e n r o t h K., H. M o h r. (1964). Die Steigerung der Proteinsynthese durch Blaulicht und Hellrot in der Vorkeimen von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Planta, 62, 2. — P a r k e r M. W., H. A. B o r t h w i c k. (1940). Floral initiation in *Biloxi* soibeans as influenced by photosynthetic activity during the indication period. Bot. Gaz., 102, 2. — P o s n e r H. B. (1969). Inhibitory effect of carbohydrate on flowering in *Lemna perpusilla*. Plant Physiol., 44, 4. — P o w e l l R. D., M. M. G r i f f i t h. (1960). Some anatomic effects of kinetin and red light on disks of bean leaves. Plant Physiol., 35, 2. — P r i c e L., K. M i t r a k o s, W. H. K l e i n. (1964). Photomorphogenesis and carbohydrate changes in etiolated leaf tissue. Quart. Rev. Biol., 39, 1. — R u d o l p h E. (1965). Untersuchungen über den Einfluss der Photoreaktionssystheme auf die Chlorophillsynthese. Planta (Berl.), 66, 1. — S c h i f f J. A., M. H. Z e l d i n, J. R u b m a n. (1967). Chlorophyll formation and photosynthetic competens in *Euglena* during light-induced chloroplast development in the presence of 3(3,4-dichlorphenil)1,1-dimethil urea (DCMU). Plant Physiol., 42, 12. — S c h u s t e r M. R., R. K a n d e l e r. (1970). Die Bedeutung der Photosynthese für die Langtag-Blüte der Kurztagpflanze *Lemna perpusilla* 6746. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 63, 4. — S i r o n v a l C. (1956—1957a). A propos du develompment des plants photopériodiquement sensibles et de leur passage a l'état sexué. Archives l'inst. bot. (Liege), 24. — S i r o n v a l C. (1956—1957b). Qu'est que le photopériodisme? Archives l'inst. bot. (Liege), 24. — S i r o n v a l C. (1958). Day-length and haematin compounds in plants. Nature, 182, 4643. — S i r o n v a l C. (1962a). Le controle photopériodique de contenu en chlorophylle cher *Kalanchoe blossfeldiana* var. Flour de feu. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 94, 1. — S i r o n v a l C. (1962b). The effect of daylength on the haematin content of the leaves of some photoperiodically sensitive plants. Physiol. Plantarum, 15, 2. — W i e s n e r J. (1907). Der Lichtgenuss der Pflanzen.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

(Получено 5 VII 1971).

SUMMARY

The article contains a literary review and author's new facts which are showing the important role of photosynthesis in the photoperiodic reactions of plants. There are literary facts on interaction of photoactive systems of photosynthesis and photomorphogenesis. Possible role of this interaction in photomorphogenetic, including photoperiodic, reactions is discussed.

УДК 582 : 001.4 : [582.672+582.675.4

И. А. Ильинская

УТОЧНЕНИЕ ОБЪЕМА РОДА *TROCHODENDROIDES* И НОВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ ВИДЫ *COCCULUS*

С 4 рисунками и 4 таблицами рисунков

I. A. ILJINSKAJA. CORRECTION OF THE VOLUME OF THE GENUS *TROCHODENDROIDES* AND NEW FOSSIL SPECIES OF *COCCULUS*

В работе изложены результаты пересмотра опубликованных находок на территории СССР ископаемых листьев, плодов и семян, сближавшихся с современными родами *Trochodendron*, *Tetracentron* и *Cercidiphyllum*. Описаны новые виды *Trochodendroides evelinae*, *Trochodendron antiquum*, *Tetracentron vachrameevianum* и новые комбинации: *Cercidiphyllum richardsonii*, *Trochodendroides amurensis*, *T. burejensis* и *Tetracentron potomacense*. Кроме того, описана новая секция *Cocculodendroides* рода *Cocculus*, новые виды *C. schischkinii*, *C. kryshtofovichii* и новая комбинация *C. arctica*. К двум последним видам принадлежит больше половины находок, опубликованных под названием *Trochodendroides*.

В связи с подготовкой издания «Ископаемые цветковые растения СССР» мной была проведена ревизия найденных на территории СССР отпечатков листьев и плодов, сближаемых с современными родами *Trochodendron* Sieb. et Zucc., *Tetracentron* Oliv. и *Cercidiphyllum* Sieb. et Zucc. В настоящее время эти роды относят к трем монотипным семействам (Тахтаджян, 1966), тогда как Бэрри (Berry, 1922) относил их всех к одному семейству *Trochodendraceae*. Для удобства изложения совокупность этих трех родов ниже в статье обозначена как *Trochodendraceae* s. l.

Основная масса ископаемых остатков с территории СССР, относимых или сближаемых с *Trochodendraceae* s. l., была опубликована под родовыми названиями *Cercidiphyllum* и *Trochodendroides* Berry, затем некоторое число находок под названиями *Trochodendrocarpus* Krysht. и *Nordenskioldia* Heer и единичные находки под названиями *Tetracentron*, *Prototrochodendroides* Budants. et Kirichk. и *Trochodendrospermum* Krysht. Мы провели всесторонний сравнительный анализ морфологии листьев гербарных экземпляров, хранящихся в Ботаническом институте АН СССР, родов *Trochodendron, Tetracentron* и *Cercidiphyllum* и ископаемых листьев. Этот анализ подтвердил самостоятельность рода *Trochodendroides* и показал, что Роланд Браун (Brown, 1939) был неправ, присоединив его к роду *Cercidiphyllum*. Несостоятельными оказались доводы Брауна, основанные на данных морфологии листьев, поскольку он построил их главным образом на анализе формы листа, которая подвержена параллельной изменчивости у всех рассматриваемых родов. Так же несостоятельны его доводы, основывающиеся на частом совместном нахождении с остатками листьев *Trochodendroides*, мелких крылатых семян и продолговатых плодов. Опыт изучения несомненных остатков *Cercidiphyllum* в неогеновых и олигоценовых отложениях свидетельствует о том, что у этого рода плоды и листья обладают разной способностью к переносу и, как правило, захораниваются отдельно друг от друга; при обилии остатков листьев остатки плодов встречаются очень редко и при этом, как правило, не вместе с листьями, а в других горизонтах и на значительном расстоянии от них, как напри-

мер в местонахождениях Верхняя Рона и Ильница. Что же касается семян, то их крылышки настолько нежны, что на сохранение их в ископаемом состоянии трудно рассчитывать.

Но даже если согласиться с Брауном и принять его тезис, что наличие во многих местонахождениях остатков листьев *Trochodendroides*, крылатых семян и продолговатых плодов свидетельствует об их принадлежности к одному виду, то это явилось бы лишним доводом в пользу признания самостоятельности рода *Trochodendroides*, поскольку изображенные Брауном остатки семян и плодов принципиально отличны от семян и плодов рода *Cercidiphyllum*.

Роланд Браун проанализировал колоссальный палеоботанический материал, но пришел к совершенно необоснованным, ложным выводам. Причина этого кроется в поверхностном изучении морфологии современных видов и родов, близких к ископаемым. Возможно, что на выводах Брауна до некоторой степени сказалось и то, что в 1939 г. еще не был известен второй современный вид рода *Cercidiphyllum* — *C. magnificum* (Nakai) Nakai, детальные сведения о котором были опубликованы только в 1954 г. в работе Линдквиста (Lindquist).

Точка зрения Брауна на систематику ископаемых *Trochodendraceae* s. l. получила очень широкое распространение среди палеоботаников США: она принята в каталоге Ламотта (Lamotte, 1952) и в самых последних крупных монографиях (см., например, Becker, 1969). К счастью, точка зрения Брауна почти не сказалась на определении ископаемых остатков *Trochodendraceae* s. l. с территории СССР.

Проведенный нами пересмотр материала выявил большую достоверность определений остатков указанной группы для тургайской флоры (средний олигоцен—плиоцен); проверка находок из 22 местонахождений подтвердила правильность определения из 19 местонахождений. Все эти находки принадлежат роду *Cercidiphyllum* и отнесены к одному виду — *C. crenatum* (Ung.) R. W. Brown. Достоверность же определений находок из нижнетретичных и меловых отложений оказалась малой: достаточно сказать, что больше половины из них, как выяснилось, принадлежит совсем другим семействам.

Изучение опубликованных находок позволило установить присутствие в меловых и нижнетретичных отложениях СССР следующих видов, несомненно относящихся к *Trochodendraceae* s. l.: *Cercidiphyllum richardsonii* (Heer) Iljinskaja comb. n. и *Trochodendroides evelinae* Iljinskaja sp. n. — нижнетретичные отложения; *T. amurensis* (Krysht.) Iljinskaja, *T. speciosa* (Ward) Berry, *T. burejensis* (Pojark.) Iljinskaja comb. n., *T. evelinae* — верхний мел, верхний сенон—даний; *T. sachalinensis* (Krysht.) Krysht. — верхний мел, коньяк; *Trochodendron antiquum* Iljinskaja sp. n., *Tetracentron vachrameevianum* Iljinskaja sp. n. и, возможно, *T. potomacense* (Ward) Iljinskaja comb. n. — нижний мел, альб.

Как видно из приведенного списка, только два названия остались без изменения: *Trochodendroides sachalinensis* и *T. speciosa*, тогда как все остальные заменены новыми. Введение названия *T. evelinae* обусловлено тем, что название вида *T. smilacifolia* (Newb.) Krysht. основано на типе, который не принадлежит ни к роду *Trochodendroides*, ни вообще к *Trochodendraceae* s. l. Комбинации *T. amurensis* и *Tetracentron potomacense* основаны на видах, и раньше принадлежавших к *Trochodendraceae* s. l., а *Trochodendroides burejensis* — на виде, раньше включавшемся в род *Populus*, к которому когда-то относились все остатки *Trochodendroides*. Новый вид *Trochodendron antiquum* определен был раньше как *Cercidiphyllum* sp., а вид *Tetracentron vachrameevianum* установлен в результате выявленного большого своеобразия азиатского материала по сравнению с типовым американским, с которым он раньше был объединен в один вид. В общем все эти перечисленные новые названия обусловлены переопределением материала в рамках *Trochodendraceae* s. l. Иначе обстоит дело с *Cercidiphyllum richardsonii* — к нему относится всего несколько находок из опубликованных под названием *Trochodendroides richardsonii* (Heer)

Krysht., тогда как подавляющее число многочисленных находок, опубликованных под этим названием, относится не к *Trochodendraceae* s. l., а к сем. *Menispermaceae.* К этому же семейству относится и тип *Populus arctica* Heer —базионима *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry — одного из наиболее часто употреблявшихся названий в палеоботанической литературе по верхнему мелу и низам палеогена. Подавляющее большинство находок, опубликованных под названием *T. arctica,* относится к сем. *Menispermaceae* и лишь небольшая часть — к роду *Trochodendroides.* Таким образом, больше половины находок, определенных как *Trochodendroides,* оказались относящимися к сем. *Menispermaceae.* Кроме того, под названиями *Trochodendroides* и *Cercidiphyllum* были описаны листья, имеющие признаки, не свойственные *Trochodendraceae* s. l. и сем. *Menispermaceae.* Часть из них обнаруживает сходство с сем. *Rhamnaceae*, часть с сем. *Tiliaceae*, часть с родом *Populus,* а один вид даже с сем. *Moraceae, Myrtaceae* и *Oleaceae.* Все они не относятся к *Trochodendraceae* s. l., но для определения их систематического положения необходимы специальные изыскания.

Так же не относятся к *Trochodendraceae* s. l. *Prototrochodendroides, Trochodendrocarpus* и *Trochodendrospermum*, маловероятна и принадлежность *Nordenskioldia* к *Trochodendraceae* s. l. — все это становится совершенно очевидным при переходе от формального — габитуального сравнения ископаемых остатков к детальному рассмотрению их основного плана строения.

В приведенный ниже краткий обзор изменений систематического состава ископаемых *Trochodendraceae* s. l. включены диагнозы родов по листьям, плодам и семенам, поскольку отсутствие этих диагнозов явилось одной из причин обнаруженной путаницы в определениях.

Общие для всех *Trochodendraceae* s. l. признаки: листья простые цельные, с черешком короче пластинки и железистозубчатым краем; зубчики многочисленные, примерно одинаковой формы на одном листе, сосцевидные или сглаженные до слабой волнистости, но и в последнем случае железки развиты нормально; базальные и вторичные жилки заканчиваются дугообразными анастомозами, лишь иногда верхние базальные жилки заканчиваются в зубчике; в железки входят ответвления от анастомозов базальных и вторичных жилок или от анастомозов их ответвлений. Эти ответвления равны или даже несколько превосходят по мощности третичные жилки. Плод — листовка. Семена мелкие с крыловидными выростами.

TROCHODENDRON Sieb. et Zucc.

Trochodendron aralioides Sieb. et Zucc.

Толстый мясистый черешок короче пластинки обычно только в 1.2—1.5, реже в 2—2.5, а иногда в 3—4 раза (у узких листьев). Пластинка овальная, обратнояйцевидная, яйцевидная, широкояйцевидная, обратноширокояйцевидная, округлая или продолговатообратнояйцевидная или широколанцетная. Основание округлоклиновидное или округлое, реже клиновидное и изредка — у узких листьев — широко- или узкоклиновидное, иногда слегка низбегающее по черешку. Верхушка острая или тупая, всегда с внезапно оттянутым острым цельнокрайним кончиком. Зубчики низкие, высотой в 5—7 раз меньше основания, в числе 2—3, реже 1—4 на 1 см края. На верхней поверхности листа жилки всех порядков одинаково тонкие. На нижней поверхности листа главная жилка до отхождения третьей пары вторичных жилок немного тоньше черешка, а выше в 2—3 или 4—5 раз толще вторичных жилок. Вторичные жилки в числе 6, реже 5—7 пар, супротивные или попарно сближенные. Из них 3 нижние пары сближены при основании листа; жилки третьей пары отходят от главной под более острым углом, чем остальные, и иногда почти равны по толщине главной. Вторичные жилки заканчиваются угловатыми петлями, дающими ответвления в зубчики, или почти правильно дихотомируют на значительном расстоянии от края, соединяясь затем угловатыми анастомозами, отделенными от края рядом крупных петель. Вставочные жилки развиты обычно только между третьей и четвертой парой жилок, реже и между верхними жилками. Третичные жилки редкие, у овальных и более широких листьев перпендикулярны вторичным, а у более узких листьев в средней части листа параллельны главной жилке. Жилки четвертого порядка образуют очень мелкие четырехугольные ячейки, четкие на верхней поверхности листа и менее рельефные или почти незаметные на нижней. Внутри этих ячеек видны неразветвленные окончания жилок. Плод —

синкарпная многолистовка с 7—9, реже 5—17 листовками, при раскрывании плода их полости сливаются в одну звездчатую полость, которая лишена каких-либо осевых образований. Семена мелкие, узкообратнояйцевидные, с легко опадающим узким пленчатым крылом и извитым субхалазальным выростом.

Trochodendron antiquum Iljinskaja sp. n.

Рис. 1

Cercidiphyllum sp. Вахрамеев 1952, Стратиграфия и ископаемые фл. Зап. Казахстана: 193, табл. XIV, фиг. 4.

Черешок толстый, в 2.5 раза короче пластинки, длина пластинки превышает ширину примерно в 1.5 раза, основание округлоклиновидное, слегка низбегающее на черешок. Зубчики в числе 2—3 на 1 см, их длина превышает высоту в 1.5—5 раз. Главная жилка при основании очень толстая, выше отхождения третьей пары вторичных жилок заметно утоньшается, но все же в несколько раз толще вторичных жилок. Три нижние пары вторичных жилок отходят от главной немного выше основания листа. Жилки третьей пары отходят на высоте 0.8 см под углом 25 и 40° и поднимаются до верхней четверти листа. Часть вторичных жилок дихотомирует на заметном расстоянии от края; угловатые анастомозы вторичных жилок отделены от края рядом крупных петель, от которых отходят ответвления в зубчики. Паутиновидные жилки четвертого порядка образуют мелкие угловатые ячейки.

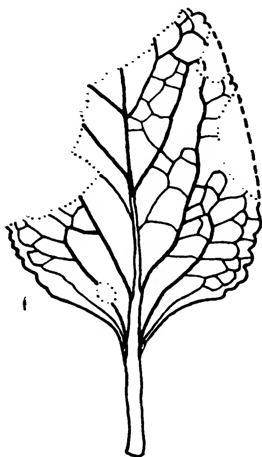


Рис. 1. Голотип *Trochodendron antiquum* Iljinskaja. (Рис. И. А. Ильинской).

От современного *T. araliodes* Sieb. et Zucc. отличается более сильно выраженным низбеганием основания пластинки, сочетанием короткого черешка с яйцевидной формой пластинки и более высокими зубчиками.

От рода *Cercidiphyllum* отличается толстым черешком, очень толстым основанием главной жилки, многократным превышением ее толщины над толщиной всех вторичных жилок, наличием между краем и анастомозами вторичных жилок ряда крупных петель, почти одинаковой толщиной нижних трех пар жилок (соответствующих по положению базальным жилкам *Cercidiphyllum*) и остальных вторичных жилок.

Голотип: обр. 50, колл. 3302, нижний мел, средний альб, кызылшенская свита, Караче-Тау, Западный Казахстан, Вахрамеев 1952: 193, табл. XIV, фиг. 4 (*Cercidiphyllum* sp.), хранится в ГИН АН СССР — рис. 1.

TETRACENTRON Oliv.

Tetracentron sinense Oliv.

Толстый мясистый черешок в 2—4, иногда всего в 1.5 раза короче пластинки. Пластинка яйцевидная, широкояйцевидная, реже обратноширокояйцевидная или овальная. Основание срезанное или выемчатое, реже сердцевидное с прямым краем в центральной части, а у овальных листьев — округлое. При основании пластинки бывает развита пара крупных железок. Верхушка тупая, постепенно или внезапно оттянутая в зубчатый длинный узкий кончик. Зубчики частые, в числе 4—5, реже 3—6 на 1 см края, сосочковидные, с высотой, почти равной основанию, реже — у мелких листьев зубчики низкие, островатые. На верхней поверхности листа главная жилка мало отличается по толщине от жилок третьего порядка, а на нижней поверхности она в 4—6 раз толще третичных жилок. Равные ей по толщине 3 пары базальных жилок расходятся с ней несколько ниже основания пластинки, а иногда верхняя пара ответвляется от главной на 0.3—0.5 см выше основания пластинки; на нижней поверхности сближенные основания главной и базальных жилок образуют подобие конского хвоста. Базальные жилки расходятся с главной и между собой под углом около 20°, реже 15—25° и заканчиваются петлевидными анастомозами, которые отделены от края обычно двумя, реже одним рядом крупных петель, проходящих в последнем случае на заметном расстоянии от края. Верхние базальные жилки достигают верхушки листа, они в верхней части слегка дуговидные, реже прямые, а иногда расходящиеся. Остальные базальные жилки прямые. Вторичные жилки заметно тоньше их, в числе трех, реже двух или даже одной пары. Нижняя из них отходит от главной несколько ниже верхней трети или четверти листа под углом, близким к углу расхождения базальных жилок, остальные вторичные жилки отходят под бо́льшим углом, они более тонкие и короткие. Третичные жилки немного толще жилок четвертого порядка, отходят под прямым углом от главной, базальных жилок и их ответвлений. Жилки четвертого порядка образуют мелкие — около 8 на 1 см многоугольники, в части которых видны не-

ясные разветвления жилок. Плоды мелкие синкарпные, состоящие из четырех латерально сросшихся листовок, открывающихся по брюшному шву. Семена мелкие продолговатые, с двумя или тремя крыловидными выростами на микропилярном конце, а иногда с крыловидным субхалазальным выростом.

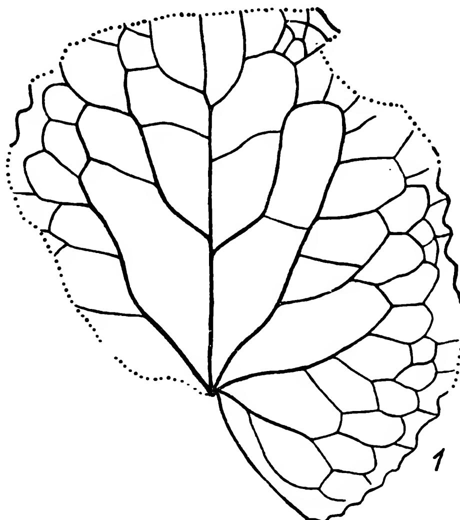
Tetracentron potomacense (Ward) Iljinskaja comb. n.

Рис. 2, *1*

Populus potomacensis Ward 1895, Potomac formation: 1356, t. IV, fig. 1—3; Berry 1911, Lower Cretaceous: 458, t. LXXXI, fig. 1—1e— *P. auriculata* Ward 1895, Potomac formation: 356, t. IV, fig. 4 — *Cercidiphyllum potomacence* (Ward) Vachr., Вахрамеев 1952, Флора меловых отложений Зап. Казахстана: : 190 p. p. (только комбинация), non табл. XIII, фиг. 5—7, рис. 40; Самылина 1960, покрытосемянные из нижнемеловых отложений Колымы: 337?, табл. I, фиг. 11, 12.

Лектотип: отпечаток листа, нижний мел, альб, свита Патапско Атлантического побережья США, Ward 1895, t. IV, fig. 3.

Толстый черешок и вклинивание основания базальных жилок в черешок, а также наличие двух рядов петель между петлями базальных жилок и краем свидетельствуют о принадлежности этого вида к роду *Tetracentron*, а не к *Cercidiphyllum*. Лист из альба Зырянки (рис. 2, *1*) отличается от типового материала и листьев *Trochodendraceae* s. l. низко отходящими вторичными жилками первой и второй пары, что ставит под некоторое сомнение принадлежность этого листа к рассматриваемому виду и к *Trochodendracea* s. l. в целом.



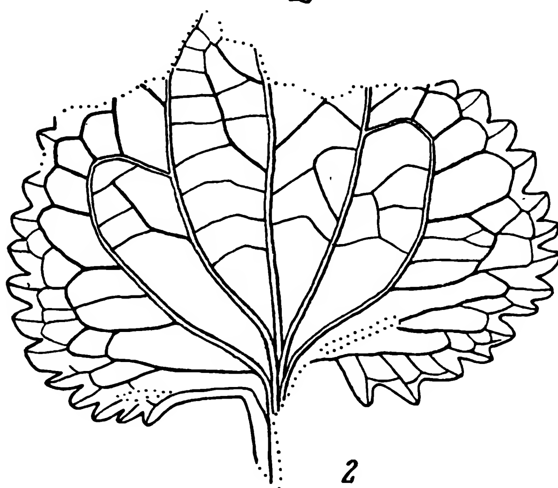


Рис. 2. Раннемеловые виды рода *Tetracentron*. (Рис. И. А. Ильинской).

1 — *T. potomacense* (Ward) Iljinskaja? альб Зырянки (увел. 4); *2* — голотип *T. vachrameevianum* Iljinskaja sp. n. (увел. 4).

Tetracentron vachrameevianum Iljinskaja sp. n.[1]

Рис. 2, *2*

Cercidiphyllum potomacense auctorum non (Ward) Vachr.: Вахрамеев 1952, Флора меловых отложений Зап. Казахстана: 190, табл. XIII, фиг. 5, 6, рис. 40.

Листья мелкие, с толстым черешком, пластинка до 2.5 см длины и ширины, широкояйцевидная или овальная, с округлым или почти срезанным основанием. Высокие сосцевидные зубчики разделены узкими острыми выемками. Одна или

[1] Вид назван в честь В. А. Вахрамеева.

2 пары базальных жилок ответвляются от главной ниже основания пластинки; базальные жилки нижней пары развернуты друг относительно друга под углом около 90°.

От *T. potomacense* (Ward) Iljinskaja отличается слегка сердцевидным, округлым или почти срезанным основанием пластинки, более высокими зубчиками и узкими острыми выемками между ними и почти в 2 раза меньшим углом, который составляют друг с другом базальные жилки второй пары.

Голотип: отпечаток листа, нижний мел, средний альб, кызылшенская свита, Караче-Тау, Западный Казахстан, Вахрамеев 1952, табл. XIII, фиг. 5 (*Cercidiphyllum potomacense* (Ward) Vachr.), хранится в ГИН АН СССР — рис. 2, *2*.

CERCIDIPHYLLUM Sieb. et Zucc.

Тонкий черешок примерно в 1.5 раза короче пластинки, иногда он почти равен ей или у овальных и яйцевидных листьев в 2—3 раза короче ее. Пластинка широкояйцевидная, реже, у бесплодных побегов, яйцевидная или эллиптическая. Основание глубокосердцевидное, реже округлосердцевидное, а у эллиптических и яйцевидных листьев округлое или, редко, округлоклиновидное. Верхушка острая или тупая. Зубчики в числе 2—3, реже 1—4 на 1 см края, округлые, высота их составляет не больше $^1/_4$ основания. Базальные жилки обычно в числе 3 пар отходят от основания пластинки или же верхняя пара ответвляется от главной несколько выше основания. В верхней части листа верхние базальные жилки параллельны друг другу или расходятся в стороны. Дуги базальных жилок проходят близко к краю и обычно дают ответвления прямо в зубчики или отделены от них рядом мелких петель. Ответвления от верхних базальных жилок отходят под заметно большим углом, чем угол расхождения базальных жилок. Третичные жилки перпендикулярны главной, базальным жилкам и их ответвлениям. Значительно более тонкие жилки четвертого порядка образуют крупные ячейки, в которых ясно видны обычно многократно ветвящиеся окончания. Плод однолистовка: короткий тонкий плодонос заканчивается дисковидным расширением, к которому прикреплены 3—6 однолистовок. Семя мелкое, с одним или двумя хрупкими крыльями.

Cercidiphyllum richardsonii (Heer) Iljinskaja comb. n.

Populus richardsonii Heer 1868, Fl. v. Nordgrönland: 98, t. IV, fig. 3, 4, 6b; t. VI, fig. 7, 8; t. IV, fig. 2?, 5? non t. IV, fig. 1; t. XV, fig. 1c — *Trochodendroides richardsonii* (Heer) Krysht. Криштофович 1958, Ископаемые фл. Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин : 112, табл. XIII, фиг. 2, 3 — *T. smilacifolia* auctorum non (Newb.) Krysht.; Криштофович 1958, ibidem: 112, табл. XIII, фиг. 1.

От *C. crenatum* (Ung.) R. W. Brown и современных видов *Cercidiphyllum* отличается, как правило, более крупными размерами пластинки, более длинной и острой верхушкой, слабосердцевидным или выемчатым основанием (у широких листьев *C. crenatum* и современных видов оно обычно сердцевидное или глубокосердцевидное и, реже, слабосердцевидное), более высокими, часто сдвоенными зубчиками и сильно развитыми дополнительными жилками, отходящими от главной жилки в нижней половине листа.

Лектотип: нижнетретичные отложения Гренландии, Атанекердлук, Heer 1868, t. IV, fig. 3.

Смешение, допущенное многими авторами, *C. richardsonii* с *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, обусловлено тем, что сам Геер (Heer, 1868) употребил название *Populus richardsonii* и для листьев из Гренландии, отвечающих диагнозу вида, и для листьев из Шпицбергена, опубликованных в том же томе своего труда без диагноза, но с кратким описанием и изображениями, которые не соответствуют ни этим описаниям, ни диагнозу вида и принадлежат описанному Геером в этом же томе виду *P. arctica.*

TROCHODENDROIDES Berry

Тип рода *T. rhomboidea* (Lesq.) Berry (Lesequereux 1874, Cret. fl.: 112, t. VI, fig. 3 (*Phyllites rhomboideus* Lesq.) — отпечаток листа, верхний мел, сеноман, свита Дакота, штат Небраска (Decatur). В XV томе «Основ палеонтологии» ошибочно указан в качестве типа рода *Populus arctica* Heer, а в каталоге Эндрюса (Andrews, 1970) неправильно приведен в качестве типового экземпляра отпечаток из Техаса.

Trochodendroides amurensis (Krysht.) Iljinskaja comb. n.

Tetracentron amurense Krysht.,[1] Криштофович: в Криштофович и Байковская 1966, Верхнемеловая фл. Цагаяна: 281, табл. XVII, фиг. 1;

[1] Вид *Tetracentron amurense* Krysht. был посмертно опубликован в 1966 г. (Криштофович, Избранные труды, том III : 281, табл. XVIII, фиг. 1, табл. XVIII,

табл. XVIII, фиг. 2. — *Trochodendroides speciosa* auctorum non (Ward) Berry: Криштофович и Байковская 1966, ibidem, 270 p., табл. VII, фиг. 1; табл. XI, фиг. 1, 2, 6. — *T. smilacifolia* auctorum non (Newb.) Krysht.: Криштофович и Байковская 1966, ibidem: 265 pp., табл. IX, фиг. 3. — *T.* cf. *genetrix* (Newb.) Brown, Криштофович и Байковская 1966, ibidem: 266, табл. XIX, фиг. 1. — *T. elliptica* auctorum non (Newb.) Krysht.: Криштофович и Байковская 1966, ibidem: 272, табл. VIII, фиг. 8; табл. X, фиг. 8; табл. XIII, фиг. 4; табл. XIV, фиг. 4. — *T. arctica* auctorum non (Heer) Berry: Пояркова 1939, Фл. Буреинского и Амурского Цагаяна: 660 pp., табл. II, фиг. 18, рис. 13 (правый) non табл. III, табл. IV, рис. 13 (левый); Байковская 1956, Верхнемеловые фл. Сев. Азии, табл. XIV, фиг. 14—16; табл. XV, фиг. 2—4. — *Populus zaddachii* auctorum non Heer: Константов 1914, Фл. Белогорского обнажения: 19 pp., табл. IV, фиг. 4, non табл. III, фиг. 7.

Близок к *T. speciosa* (Ward) Berry, от которого отличается оттянутым кончиком и клиновидным или округлоклиновидным основанием и параллельными в своей верхней части верхними базальными жилками.

Лектотип: отпечаток листа, верхний мел, датский ярус, Буреинский Цагаян, Криштофович и Байковская 1956 : 282, табл. XVIII, фиг. 2 (*Tetracentron amurense* Krysht.), хранится в ЦНИГР музее в Ленинграде.

Вид относится к роду *Trochodendroides*, а не к роду *Tetracentron*, поскольку характеризуется петлями базальных жилок и их крупных ответвлений, расположенными близко к краю и отсылающими ответвления непосредственно в зубчики.

Trochodendroides burejensis (Pojark.) Iljinskaja comb. n.

Populus burejensis A. Pojark., Пояркова 1939, Фл. Буреинского и Амурского Цагаяна : 653, рис. 6.

Место хранения типа неизвестно; учитывая несовершенство рисунка, это название до обнаружения типа не следует употреблять для определения новых материалов.

Trochodendroides evelinae Iljinskaja sp. n.[1]

T. smilacifolia auctorum non (Newb.) Krysht.: Байковская 1956, Верхнемеловые фл. Северной Азии: 86, табл. XVII, фиг. 1; Криштофович: в Криштофович и Байковская 1966, Верхнемеловая фл. Цагаяна: 265 pp., табл. XI, фиг. 3, 4; табл. XII, фиг. 3; табл. XIII, фиг. 5, non табл. IX, фиг. 3; табл. XXI, фиг. 4. — *Cercidiphyllum crenatum* auctorum non (Ung.) R. W. Brown: Борсук 1956, Палеогеновая фл. Сахалина: 47, табл. X, фиг. 1.

Листья средней величины или крупные, дельтовидные, реже яйцевидные с широковыемчатым или срезанным основанием и острой верхушкой со слегка отогнутым притупленным кончиком, край неровный, крупноволнистый с относительно мелкими прижатыми слегка островатыми зубчиками. Базальных жилок 2 пары. Жилки верхней пары параллельны друг другу, достигают верхней четверти или верхней трети листа, нижние базальные жилки поднимаются выше самой широкой части листа. Вторичные жилки отходят от главной в верхней трети или четверти листа.

От *T. amurensis* (Krysht.) Iljinskaja отличается, как правило, более крупной пластинкой, ее дельтовидной формой, широковыемчатым, реже срезанным основанием и неровным волнистым краем с прижатыми, островатыми и, как правило, более мелкими по отношению к величине листа зубчиками.

От *Cercidiphyllum richardsonii* (Heer) Iljinskaja отличается широковыемчатым или срезанным основанием, мелкими прижатыми или слегка островатыми зубчиками, параллельными базальными жилками верхней пары и более высоко поднимающимися базальными жилками нижней пары, а также выше начинающимися вторичными жилками.

Голотип: отпечаток листа B2-1, верхний мел, датский ярус, Буреинский Цагаян (Криштофович и Байковская 1966, табл. XI, фиг. 4), хранится в ЦНИГР музее в Ленинграде.

фиг. 2) без указания типа. Из приведенных экземпляров А. Н. Криштофович намечал в качестве типа обр. Е-86-1, изображенный на табл. XVIII, фиг. 2, который и выбран мною в качестве типа *T. amurense* Krysht. для узаконения этого названия.

[1] Вид назван в честь палеоботаника Эвелины Никитичны Кара-Мурза.

Описание нового вида *T. evelinae* и замена им привычного названия *T. smilacifolia* (Newb.) Krysht. вызваны тем, что *Populus smilacifolia* Newb. — тип *T. smilacifolia* — не относится ни к роду *Trochodendroides*, ни к *Trochodendraceae* s. l. в целом: как позволяет видеть рисунок голотипа (Newberry, 1898, t. XXIX, fig. 5) и что еще лучше видно на присланной проф. Ф. М. Хьюбером фотографии голотипа, он характеризуется краспедодромными базальными жилками и их ответвлениями первого порядка при мелко и неравнозубчатом крае.

Trochodendroides sachalinensis (Krysht.) Krysht.

Лектотип: отпечаток листа, верхний мел, коньякский ярус Сахалина (Мгач), Криштофович 1937 : 72, табл. XI, фиг. 4 (*Populus sachalinensis* Krysht.), хранится в ЦНИГР музее в Ленинграде.

Trochodendroides speciosa (Ward) Berry

Лектотип: отпечаток листа, палеоцен Форт Юнион, Ward 1886, Synopsis fl. Laramie group.: t. XXXIV, fig. 1.

Не подтвердилась принадлежность к роду *Trochodendroides* и к *Trochodendraceae* s. l. следующих видов: *T. ziziphoodes* Budants. (отличается очень тонкими волосовидными базальными жилками верхней пары в верхней половине листа при относительно толстой главной жилке); *T. vachrameevii* Budants. (отличается нижней базальной жилкой, проходящей параллельно краю листа, и параллельным ей, расположенным на близком от нее расстоянии нижним ответвлением верхней базальной жилки, вторичными жилками, отходящими низко и под малым углом, толстыми и иначе проходящими третичными жилками); *T. populifolia* Budants. (отличается наличием в средней части листа наряду с мелкими зубчиками более крупных зубцов, расположенных через правильные интервалы, очень короткими нижними базальными жилками, кончающимися далеко от края в основании листа, короткими, тонкими, почти перпендикулярными к главной жилке ответвлениями от верхней базальной жилки и слабо заметными дугами, соединяющими эти ответвления).

Не относится к роду *Cercidiphyllum* и к *Trochodendraceae* s. l. и *C. suifunense* Krassil. (отличается цельным краем, почти правильно перистым типом жилкования, краевой жилкой, идущей вдоль края листа и наличием в краевой части листа вставочных жилок, образованных анастомозами третичных жилок; сочетание последних признаков наблюдается у некоторых представителей сем. *Moraceae, Myrtaceae, Oleaceae* и *Anacardiaceae*).

Установление принадлежности к роду *Cocculus* большей части находок, опубликованных под названием *Trochodendroides richardsonii* (Heer) Krysht., а также *T. arctica* (Heer) Berry оказалось возможным благодаря открытию нового вида *Cocculus* — *C. schischkinii* из среднего олигоцена Зайсанской впадины. Этот вид явился связующим звеном между указанными видами и современным *C. carolina* DC. Открытие *C. schischkinii* позволило нам установить, что *C. heteromorpha* (Knowlt.) R. W. Brown из миоцена Сев. Америки является связующим звеном между *C. schischkinii* и *C. carolina*. Все эти виды отнесены мной к особой секции *Cocculodendroides*, описание которой дано ниже.

COCCULUS DC.

Секция COCCULODENDROIDES Iljinskaja sect. n.

Листья с плоским, большей частью изогнутым черешком, почти равным по длине пластинке, реже заметно короче ее. Пластинка широкая: обычно ширина превосходит длину или равна ей, реже ширина меньше длины. Листья лопастные или цельные, но тогда крупнозубчатые или, реже, с волнистым краем. Основание пластинки усеченное или ширококлиновидное. Базальных жилок 2—3 пары.

Тип секции: *C. schischkinii* Iljinskaja sp. n.

Состав секции: *C. heteromorpha* (Knowlt.) R. W. Brown, *C. schischkinii* Iljinskaja sp. n., *C. kryshtofovichii* Iljinskaja sp. n., *C. arctica* (Heer) Iljinskaja comb. n.

Cocculus schischkinii Iljinskaja sp. n.[1]

Табл. I; табл. II, *1—4* (см. вклейки); рис. 3, 4, *1—3*

Листья пяти- реже трехлопастные или же цельные с крупными лопастевидными зубцами, с наиболее глубокими выемками, отделяющими центральную лопасть или зубец, часто с 1—3 зубцами в верхней части основания листа, иногда с мелкой волнистостью края лопастей. Лопасти или зубцы трапециевидные, реже округлые. Базальных жилок 2 пары, из них нижняя часто тонкая, слабо развитая.

Голотип: отп. 61а/61Аа, колл. 999, Зайсанская впадина, г. Киин-Кериш, средний олигоцен, кустовская свита, хранится в Ленинграде, БИН АН СССР — табл. II, *1*, рис. 3, *1*.

Исследованные экземпляры: колл. 999: 2Вб/2Га,[2] 3б/3А, 18а/18Аб, 18г, 28а, 31Да, 31Дд, 37ж/37Ж, 37Аг, 37Вд, 43г/47а, 49а/49Аа, 49Бг, 49Бд/52А, 49Бп, 52/50г, 52ж/52Аб, 52Аж, 53а/53Аа, 56а, 56в/56Ав, 57а/57Аа, 57б/57Аб, 57Ав/57В, 58а/58А, 59а/59АА, 59г/59Аг, 59Ам, 61а/61Аа, 62а/62А; колл. 999А: 8Ае/8Бб, 12Аб, 26в и 26А/26Ба, 33Аб/33в, 34б/34Б, 44е/44Ад, 45/45А, 54в/54А, 56Аа/56а, 56е/56Е, 65, 66/66А, 68б, 69б/69Аб, 69Аа.

Б. А. Борисов в 1965 г. первым собрал остатки растений из отложений кустовской свиты горы Киин-Кериш (колл. 999), затем сборы из этой точки были повторены в 1970 г. мной совместно с И. В. Васильевым (колл. 999А). Обе коллекции были отпрепарированы и смонтированы мной в 1970 г. В этих коллекциях учтено 46 отпечатков *C. schischkinii*, из них 33 полные или почти полные, у многих сохранился черешок. Около двух третей отпечатков принадлежит небольшим листьям 3—3.5 см длины и до 5 см ширины, около трети — листьям средней величины — 4—5 см длины и 6—7 см ширины, три отпечатка принадлежат мелким листьям короче 2 см и один отпечаток — крупному листу около 8 см длины и 11 см ширины. Крупный лист, как и большинство листьев средней величины, пятилопастной (рис. 3, *1*, *2*, *4*; рис. 4, *3*, табл. II, *1*), а среди последних встречаются и трехлопастные листья (рис. 3, *6*, табл. II, *2*); они обычны для небольших листьев, среди которых встречаются и пятилопастные (рис. 3, *3*, *7*, *8*; рис. 4, *1*, табл. I, *2*; табл. II, *3*) и листья с 5 крупными лопастевидными зубцами (рис. 3, *5*, табл. I, *1*); из мелких листьев 2 трехлопастные, а 1 с парой сглаженных лопастевидных зубцов. У всех пятилопастных листьев ширина превышает длину, а у трехлопастных равна или меньше ее. Центральная лопасть заметно крупнее боковых у мелких, крупных и большинства небольших листьев и примерно равна верхним боковым лопастям у листьев средней величины. Верхушка центральной лопасти или зубца у листьев всех размеров варьирует от срезанной с неглубокой выемкой до тупой, а у одного небольшого листа верхушка острая (рис. 4, *1*). У крупного и у одного из мелких листьев край главной лопасти волнистый (рис. 4, *2*, *3*). Верхние базальные жилки большей частью расходящиеся, реже параллельные, дихотомируют 3—4 раза или дают 3—4 равные им по толщине ответвления к краю и заканчиваются петлей у верхнего края верхней боковой лопасти и только у крупного листа в ее крае. Одно или два нижних ответвления верхних базальных жилок входят в нижнюю боковую лопасть или зубец. Нижняя базальная жилка проходит в 0.5 см от края основания или же на расстоянии 1—2 мм вдоль него и кончается анастомозом с разветвлением верхней базальной жилки. Третичные жилки редкие, перпендикулярные базальным жилкам и их разветвлениям. Жилки четвертого порядка образуют крупные прямоугольники, а жилки пятого порядка — мелкие прямоугольные ячейки (табл. I, *6*, *8*).

От миоценового североамериканского вида *C. heteromorpha* (Knowlt.) R. W. Brown отличается преобладанием широких листьев с трапециевидными лопастями или зубцами, более узкими и глубокими выемками между центральной и верхними боковыми лопастями и, как правило, примерно одинаковой величиной центральной и верхних боковых лопастей. Наибольшее сходство наблюдается между отпечатком 59 (рис. 3, *6*) и листом № 36909 из флоры Лата (Knowlton, 1926, t. XIII, fig. 5, *Populus heteromorpha* Knowlt.).

Cocculus kryshtofovichii Iljinskaja sp. n.[3]

Табл. III, *1—4*; табл. IV; рис. 4, *4—6*

Trochodendrides richardsonii auctorum non (Heer) Krysht., Байковская 1956, Верхнемеловые фл. Сев. Азии: табл. XV, фиг. 1, 8; табл. XVI, фиг. 1—5; Криштофович и Байковская 1966, Верхнемеловая фл. Цагаяна:

[1] Вид назван в честь Б. К. Шишкина.
[2] Косой чертой заменены слова: «с противоотпечатком».
[3] Вид назван в честь А. Н. Криштофовича.

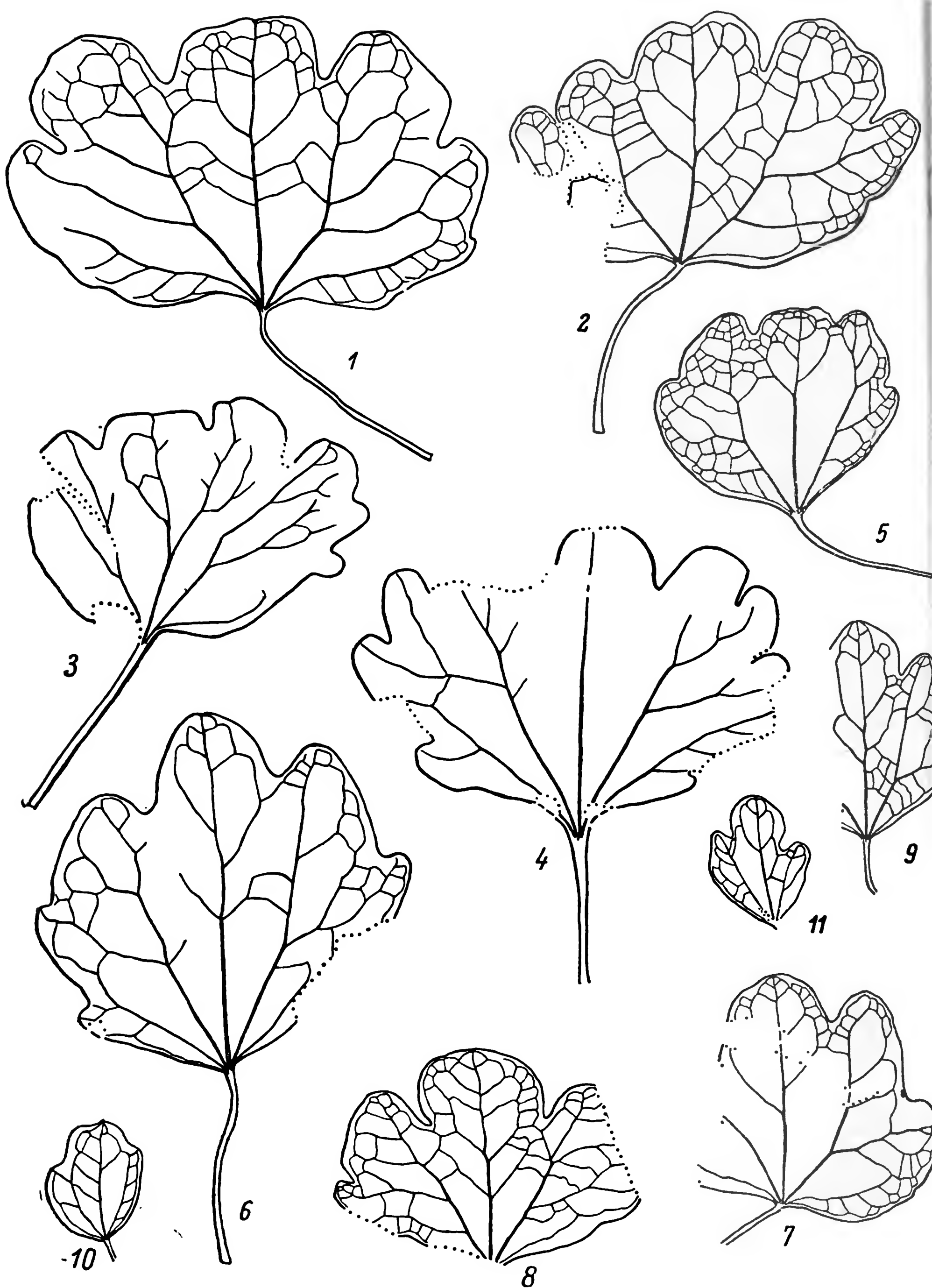


Рис. 3. *Cocculus schischkinii* Iljinskaja, колл. 999 (1—7, 11) и колл. 999А (8—10). (Рис. И. А. Ильинской).

1 — голотип, отп. 61а, дополненный по противоотпечатку 61Аа; *2* — отп. 49; *3* — отп. 53а; *4* — отп. 29; *5* — отп. 31а; *6* — отп. 59; *7* — отп. 2Г, дополненный по противоотпечатку 2В; *8* — отп. 45; *9* — отп. 56е, дополненный по противоотпечатку 56Е; *10* — отп. 69А, дополненный по противоотпечатку 69; *11* — отп. 28А.

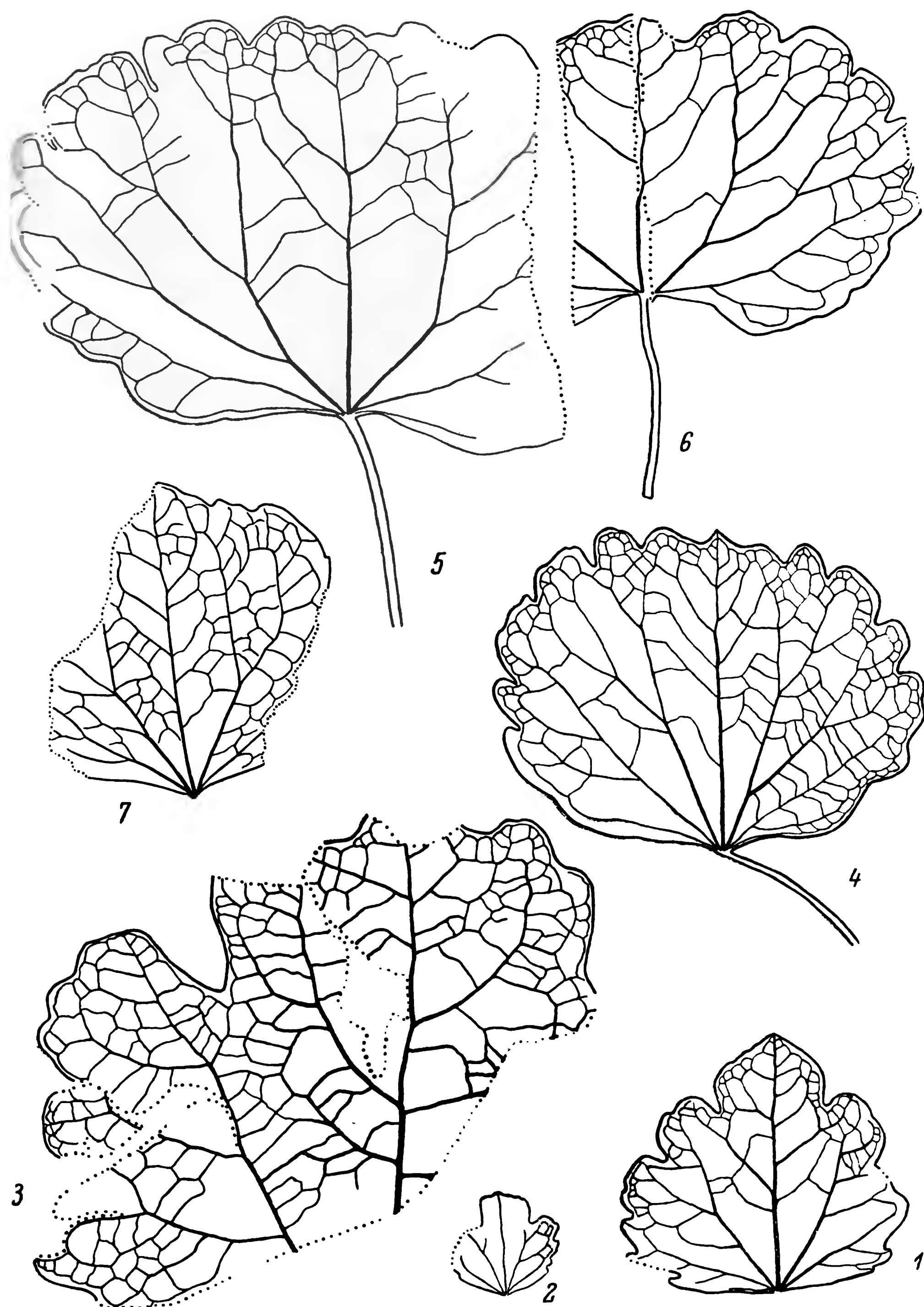


Рис. 4. *Cocculus schischkinii* Iljinskaja (*1—3*), *C. kryshtofovichii* Iljinskaja, колл. 6363 (*4—6*) и лектотип *C. arctica* (Heer) Iljinskaja (7). (Рис. И. А. Ильинской, за исключением фиг. 7 из: Heer, 1868).

1 — отп. 57, дополненный по противоотпечатку 57А, колл. 999; *2* — отп. 33Аб, дополненный по противоотпечатку 33в, колл. 999А; *3* — отп. 56а, колл. 999; *4* — голотип, отп. Е26-15; *5* — отп. Е26-126; *6* — отп. Е26-16.

262, табл. IX, фиг. 1, 8; табл. X, фиг. 1—3; табл. XV, фиг. 3; табл. XVIII, фиг. 1; табл. XXI, фиг. 2; рис. 8. — *T. arctica* auctorum non (Heer) Berry: Пояркова 1939, Ископ. фл. Буренского и Амурского Цагаяна: 600 pp., t. IV. fig. 26; Криштофович и Байковская 1966, Верхнемеловая фл. Цагаяна: 254 pp., табл. VIII, фиг. 1; табл. X, фиг. 4, 5; табл. XIII, фиг. 6; табл. XVII, фиг. 4.

Листья цельные с крупными трапециевидными неравными, иногда лопастевидными зубцами, с глубиной выемок, возрастающей от верхушки листа к его периферии, выемки острые или со слегка закругленным дном. Базальных жилок 2—3 пары.

Близок к *C. schishkinii* Iljinskaja, от которого отличается отсутствием лопастных листьев, увеличением глубины выемок между зубцами от верхушки листа к периферии, более развитой второй нижней парой базальных жилок, наличием у многих листьев третьей пары базальных жилок и внутренними ответвлениями второго порядка верхних базальных жилок, большей частью параллельными главной жилке.

Голотип: отп. E26-15, колл. 6363, верхний мел, датский ярус, Буреинский Цагаян, Байковская 1956, Вернемеловые фл. Сев. Азии, табл. XVI, фиг. 3; Криштофович и Байковская 1966, Верхнемеловая фл. Цагаяна: 263, табл. X, фиг. 1 (*Trochodendroides richardsonii* (Heer) Krysht.) — табл. III, фиг. 2, 3; рис. 4, *4*. Хранится в ЦНИГР музее.

Cocculus arctica (Heer) Iljinskaja comb. n.

Рис. 4, *7*

Populus arctica Heer 1868, Fl. v. Nordgrönland: 100, t. V, fig. 1, 2 (верхний лист), 3, 5, 7, 8; t. VIII, fig. 5; non t. IV, fig. 6a, 7; t. V, fig. 2 (нижний лист), 4, 6, 9—13; t. VIII, fig. 6?; t. XVII, fig. 5b, c? — *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry 1926, Tertiary floras from British Columbia: 109 non t. XII, fig. 1—4.

Листья цельные, шириной, обычно превышающей длину, с широкой острой верхушкой с притупленным кончиком. Край неправильно крупнозубчатый с неглубокими широкими выемками или край волнистый. Базальных жилок 2—3 пары.

Близок к *C. kryshtofovichii* Iljinskaja, от которого отличается острой верхушкой у широких листьев и широкими неглубокими выемками между зубцами. Обнаруживает сходство и с отдельными листьями *C. heteromorpha* (Knowlt.) R. W. Brown, отличаясь от них параллельными и более близко проходящими к главной жилке верхними базальными жилками.

Лектотип: отпечаток листа, нижнетретичные отложения Гренландии, Атанекердлук, Heer 1868, Fl. v. Nordgrönland: t. V, fig. 8 (*Populus arctica* Heer) — рис. 4, *7*.

Большая разница в понимании объема этого вида разными авторами в значительной мере обусловлена засоренностью типового материала большим числом фрагментарных остатков листьев, которые трудно (Heer 1868, t. IV, fig. 6a) или невозможно (t. IV, fig. 7) точно определить из-за недостаточной сохранности. Кроме того, к листьям из Атанекердлука был присоединен отпечаток с о. Диско (t. V. fig. 9), что отмечено только в подписях к таблице и не упоминается в тексте. Между тем этот отпечаток не принадлежит роду *Cocculus*.

Неизвестны остатки с территории Советского Союза, идентичные гренландскому *C. arctica*; например, многочисленные отпечатки из Буреинского Цагаяна отличаются от типового материала тупой верхушкой — возможно, все они являются цельнокрайними формами *C. kryshtofovichii*. Косвенным свидетельством в пользу такой возможности является разное определение одних и тех же отпечатков в работе Т. Н. Байковской (1956) и А. Н. Криштофовича и Т. Н. Байковской (1966).

Заключение

Изложенные данные по родам *Cercidiphyllum* и *Trochodendroides* не содержат полного перечня находок с территории Советского Союза, так как это выходит за рамки журнальной статьи, они будут опубликованы в издании «Ископаемые цветковые растения СССР».

Существенное изменение состава *Trochodendraceae* s. l. в результате проведенной мною ревизии в значительной мере обусловлено изменениями в методике работы. Определению ископаемых остатков было предпослано детальное и всестороннее исследование морфологии листьев, плодов и семян современных родов, в результате этого были выяснены основной план

строения, границы варьирования и корреляция признаков для каждого рода и несовпадающие области изменчивости отчасти совпадающих признаков. Для ископаемых родов и видов особое внимание было обращено на типификацию и исследование типов. Авторские рисунки отпечатков листьев и увеличенные фотографии деталей листьев, плодов и семян были применены как элемент исследования, облегчающий сравнение изученных остатков. Рисунок не заменяет фотографии, но значительно дополняет ее, поскольку на нем видны все жилки, тогда как на отпечатке и на фотографии обычно можно видеть одновременно только часть жилок, так как жилки, параллельные лучам света, почти или совсем не видны. Кроме того, при наличии дополняющего противоотпечатка можно получить рисунок полного листа (ср. табл. II, *1* и рис. 3, *1*). Авторский рисунок следует предпочесть рисунку другого лица; в процессе обводки фотографии автор осуществляет наиболее детальное изучение отпечатка. Изготовление рисунков методом обводки фотографии под бинокуляром (Ильинская, 1964) не составляет большого труда и обеспечивает наибольшую точность.

Проведенная обработка ископаемых остатков *Trochodendraceae* s. l. позволяет сделать ряд выводов.

1. Нами установлена резкая разница в достоверности определений остатков видов тургайской флоры, с одной стороны, и гренландской и более древних флор, это обусловлено недостаточным учетом двух дополнительных требований, обязательных при исследовании последних.

Во-первых, применение метода актуализма для определения остатков листьев видов гренландской и более древних флор требует установления основного плана строения листьев всей группы близких им современных родов. Непосредственное же сличение с листьями современных видов не позволяет большей частью сделать однозначного вывода об их систематическом положении ввиду их существенного отличия от последних. В то же время простое сличение дает достаточно надежный результат при определении значительной части тургайских видов.

Во-вторых, для части видов гренландской и более древних флор определение рода невозможно без восстановления промежуточных звеньев — без открытия видов, являющихся связующими звеньями между древними и современными видами; наиболее перспективными для поиска таких видов нам представляются переходные флоры первой половины олигоцена.

2. Незаконченность типификации древних видов, отсутствие их диагнозов и диагнозов родов по листьям явилось причиной широкого нарушения двух законов формальной логики — закона тождества и закона противоречия: одно и то же название применялось для остатков разных видов, родов и семейств; и, с другой стороны, под разными названиями в различных изданиях без ссылки на переопределение опубликованы одни и те же отпечатки.

До устранения номенклатурной путаницы и выявления неправильных определений в опубликованных списках гренландской флоры результаты их статистической обработки будут иметь очень низкую научную ценность и не могут рассматриваться как сколько-нибудь достоверный материал для палеофлористических, палеоэкологических и палеоценотических выводов. Ярким примером является результат пересмотра определений остатков рода *Trochodendroides*, из которых больше половины оказалось принадлежащими к роду *Cocculus*; в данном случае было неправильно определено не только семейство, но и жизненная форма, поскольку *Trochodendroides* — дерево, а указанные виды *Cocculus* — кустарниковая лиана.

3. Геологическая история секции *Cocculodendroides* рода *Cocculus* не укладывается в 23-й тезис критериев примитивности, выбранных А. Л. Тахтаджяном (1966). Только палеогеновый отрезок эволюции этой секции совпадает с тезисом: «Простые цельные листья—простые расчлененные листья» — от цельных листьев *Cocculus kryshtofovchii* и *C. arctica* к преимущественно лопастным у *C. schischkinii* и лопастным у *C. hete-*

romorpha; однако дальнейшее развитие этой секции — от лопастных листьев *C. heteromorpha* к преимущественно цельнолистным у *C. carolina* не соответствует этому тезису. Эволюция жилкования противоречит тезису 24: «Перистое жилкование—пальчатое жилкование». Наиболее близкое к классическому пальчатому жилкованию имеют виды *C. kryshtofovichii* и *C. arctica*; у *C. schischkinii* наблюдается редукция одной пары базальных жилок и сокращение их длины, у *C. heteromorpha* эта редукция продолжается; вторичные жилки получают все большее развитие, тогда как мощность и длина базальных жилок заметно уменьшаются. Эта тенденция находит еще большее выражение у современного *C. carolina*.

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. (1956). Верхнемеловые флоры Северной Азии. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, 2. — Борсук М. О. (1956). Палеогеновая флора Сахалина. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 12. — Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия СССР, 1. — Ильинская И. А. (1964). Тортонская флора Свошовице. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, 5. — Константов С. В. (1914). Третичная флора Белогорского обнажения в низовье р. Буреи. Тр. Геолог. комитета, нов. сер., 113. — Криштофович А. Н. (1937). Меловая флора Сахалина 1. Мгач и Половинка. Тр. ДВ ФАН СССР, сер. геолог., II. — Криштофович А. Н. (1958). Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, 3. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1966). Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. А. Н. Криштофович. Избр. тр., III. — Основы палеонтологии. (1963). XV. — Пояркова А. И. (1939). К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. В сб.: Академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения. — Самылина В. А. (1960). Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Колымы. Бот. журн., 45, 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Andrews H. N. (1970). Index of generic names of fossil plants 1820—1965. Geol. Surv. Bull., 1300. — Becker H. F. (1969). Fossil plants of the Tertiary Beaverhead basins in southwestern Montana. Palaeontographica, 127, Abt. B. — Berry E. W. (1911). Lower Cretaceous. Maryland Geol. Surv. — Berry E. W. (1922). The flora of the Woodbine Sand at Arthur Bluff. Texas. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 129-G. — Berry E. W. (1926). Tertiary floras from British Columbia. Canada Dept. Mines Geol. Surv. Bull., 42. — Brown R. W. (1939). Fossil leaves, fruits and seeds of *Cercidiphyllum*. Journ. Paleontology, 13, 5. — Heer O. (1868). Miocene Flora von Nordgronland. Fl. fossilis arctica, 1. — Knowlton F. H. (1926). Flora of Latah formation of Spokane, Washington and Coeur d'Alene, Idaho. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 140 A. — Lamotte R. S. (1952). Catalogue of the cenozoic plants of North America through 1950. Geol. Soc. America, Memoir 51. — Leseqereux L. (1874). Contributions to the fossil flora of the Western Territories-1. The Cretaceous flora. U. S. Geol. Surv. Terr. Rept., VI. — Lindquist B. (1954). Notes on *Cercidiphyllum magnificum* Nakai. Bot. Tidsskr., 51. — Newberry J. S. (1898). The later extinct floras of North America. U. S. Geol. Surv. Monogr., 35. — Ward L. E. (1886). Synopsis of the flora of the Laramie group. U. S. Geol. Surv. Ann. Rep., 6. — Ward L. E. (1895). The Potomac formation. U. S. Geol. Surv. Ann. Rept., 15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 V 1971).

SUMMARY

Revision of publications on fossil leaves, fruits and seeds, associated with the genera *Trochodendron*, *Tetracentron* and *Cercidiphyllum* found on the territory of the U. S. S. R. revealed a high authenticity of their determination for the Turgaian flora (Upper Oligocene — Pliocene) and a low authenticity for more ancient floras — the relation with the mentioned genera having been not confirmed for 4 genera, 6 species and more than half of specimens. The majority of these specimens was proved to belong to the genus *Cocculus* to the species *C. kryshtofovichii* and *C. arctica* of the new section *Cocculodendroides*, which contains still the Oligocene *C. schischkinii* and the Miocene *C. heteromorpha*. These species are intermediate between the above mentioned ancient species and recent *C. carolina*.

УДК 582 : 001.4 : 582.982

Т. Б. Фурса

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *CITRULLUS* SCHRAD.

С 2 рисунками

T. B. FURSA. ON THE TAXONOMY OF GENUS *CITRULLUS* SCHRAD.

На основании многолетнего изучения в культуре возделываемых и дикорастущих форм рода *Citrullus* Schrad. проведена монографическая обработка видов. Предложена новая внутривидовая классификация *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. Выделены 3 подвида, различающиеся по ареалу и морфологическим признакам. Каждый из них дифференцирован на разновидности.

Согласно новой классификации Джеффри (Jeffrey, 1962—1964 г.), разработанной с использованием последних данных эмбриологии, биохимии и палинологии, сем. *Cucurbitaceae* Juss. подразделяется на два подсемейства, 9 триб, 18 подтриб, 103 рода. Подсем. *Cucurbitoideae* охватывает 8 триб и 85 родов. Род *Citrullus* относится к трибе *Benincaseae* Ser., подтрибе *Benincasinae*. В эту подтрибу включены еще 11 родов, в том числе: *Benincasa*, *Bryonia*, *Ecballium*, *Acanthosicyos*, *Praecitrullus*, *Diplocyclos*, *Lagenaria*, *Coccinia*.

Название *Citrullus* впервые употребил Форскал (Forskål, 1775 г.). Многие ботаники считают его автором этого рода. Однако он не дал диагноза рода и, согласно Международным правилам ботанической номенклатуры, его авторство должно быть отвергнуто. Единственно законным автором является Шрадер (H. A. Schrader). Название *Citrullus* Schrad. было узаконено восьмым Международным ботаническим конгрессом в 1954 г. и включено в список сохраняемых названий — nomina conservanda (III приложение к Международному кодексу ботанической номенклатуры, 1959).

Первой попыткой дифференциации *Citrullus* была классификация Шрадера (Schrader, 1834—1838 г.), который разделил этот род на четыре вида: *C. vulgaris*, *C. caffer*, *C. amarus* и *C. colocynthis*. Два из них вошли в известную монографию Каньо и Хармса (A. Cogniaux, Harms, 1924), в которой приводятся следующие виды: *C. vulgaris*, *C. colocynthis*, *C. ecirrhosus* и *C. naudinianus*.

Стокс (Stocks, 1851 г.) описал так называемый пустотелый арбуз *C. fistulosus*, эндемичный для Индии. Это растение заинтересовало своим своеобразием К. И. Пангало, изучавшего его в посеве. Оказалось, что по целому ряду признаков фистулезный арбуз выходит за рамки рода *Citrullus*. Пангало (1944) выделил его в самостоятельный род *Praecitrullus* с одним видом *P. fistulosus* (Stocks) Pang., считая прапращуром современных видов арбуза и в то же время связующим звеном между *Citrullus* и *Cucumis*. По мнению Пангало, *Praecitrullus* является реликтом той отдаленной эпохи, когда названные роды еще не обособились. Рядом исследований (Алиева, 1939; Khoshoo, 1955; Гуляев, 1962, 1963; Shimotsuma, 1963; Алешина, 1964; Сойфер, 1964; Jeffrey, 1964) убедительно доказано, что *Praecitrullus* по числу хромосом, их структуре, по морфологии пыльцы, строению зародышевого мешка и кожуры семени, а также по другим признакам не имеет ничего общего с *Citrullus* и не может рас-

сматриваться как его предковая форма. В связи с этим название *Praecitrullus* представляется нам неудачным. Джеффри (Jeffrey, 1964) на основании палинологических данных считает его самостоятельным родом, близким *Diplocyclos*. Японский генетик Шимотзума придерживается такого же мнения.

Одним из первых ботаников, попытавшимся создать внутривидовую классификацию столового арбуза *C. vulgaris*, был Алефельд (Alefeld, 1866). Однако эта классификация не нашла применения. По мнению Пангало, она представляла просто краткое описание нескольких сортов, никак между собой не связанных.

Рэн (Rane, 1901) дал довольно четкую классификацию североамериканских сортов арбуза по форме и окраске плода. Выделенные им группы в современном понимании следует рассматривать как сортотипы. Однако эта классификация не могла претендовать на признание, так как была построена на очень ограниченном материале.

Бэйли (Bailey, 1930) дифференцировал *C. vulgaris* на две разновидности: var. *lanatus* и var. *citroides*, но не выделил столовый арбуз, поэтому его классификация является неполной.

Пангало (1930) четко разграничил столовый и кормовой арбузы, разделив *C. vulgaris* на два вида: *C. aedulis* Pang. (затем *C. edulis* Pang.) и *C. colocynthoides* Pang. Однако выделение новых видов было сделано в нарушение правил Международного кодекса ботанической номенклатуры. При разделении вида не была произведена замена типа. Вид *C. edulis* оказался поздним гомонимом, опубликованным ранее (Spach, 1838 г.). Швейнфурт (Schweinfurt, 1884) выделил разновидность *colocynthoides* среди форм *C. colocynthis*, возделываемых в одном из оазисов Египта.

В последнее время Мансфельд (Mansfeld, 1959) вместо *C. vulgaris* Schrad. ввел новый биноминал — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. Основанием для такой замены послужил приоритет Тунберга (Thunberg) в присвоении видового названия.

Мансфельдом была предложена и внутривидовая классификация *C. lanatus*, согласно которой этот вид подразделяется на три разновидности: var. *lanatus*, var. *caffer*, var. *citroides*.

Первая из них объединяет дикорастущие арбузы Южной Африки, вторая — культурные сладкие и съедобные каффрские арбузы, третья — кормовые и цукатные формы.

Мы считаем неправильным объединять в одну разновидность столовый и каффрский арбузы. Столовый арбуз имеет иной ареал, отличается большим разнообразием форм, яркоокрашенной сладкой мякотью и другими морфологическими особенностями. Он несомненно заслуживает выделения в самостоятельный таксон. Классификация Мансфельда, по нашему мнению, не отражает всего разнообразия форм дикорастущего и культурного арбуза и потому не может быть принята полностью.

Мы предлагаем новую внутривидовую классификацию *Citrullus lanatus*, разработанную на основе многолетнего изучения мировой коллекции арбуза в полевых условиях. Сосредоточенная во Всесоюзном научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова в Ленинграде коллекция арбуза собрана более чем из 60 стран и насчитывает в настоящее время около 2000 живых образцов возделываемых и дикорастущих форм.

По нашей классификации, *C. lanatus* включает три подвида, различающихся по ареалу, биологическим особенностям и морфологическим признакам — ssp. *lanatus*, ssp. *vulgaris*, ssp. *mucosospermus*. Каждый подвид в свою очередь дифференцирован на разновидности (рис. 1, 2).

Первый из них объединяет дикорастущие формы Южной Африки, кормовые и цукатные арбузы. Среди этого подвида мы выделяем var. *caffer* — каффрский арбуз, описанный Ливингстоном (Livingston, 1857) в его путешествии по Южной Африке как «самое удивительное растение пустыни».

Второй подвид включает столовый сладкий арбуз.

Третий подвид выделен нами впервые. Он объединяет не описанные в ботанической литературе арбузы Западной Африки, отличающиеся необычными семенами, похожими на семена тыквы. В плоде они заключены в толстые слизистые капсулы, благодаря чему подвид получил название слизистосемянный — *mucosospermus.*

Анатомическая структура кожуры семян у этого подвида очень своеобразна. Непосредственно под тонкостенным эпидермисом, не имеющим кутикулы, расположена многослойная ткань, состоящая из тонкостенных,

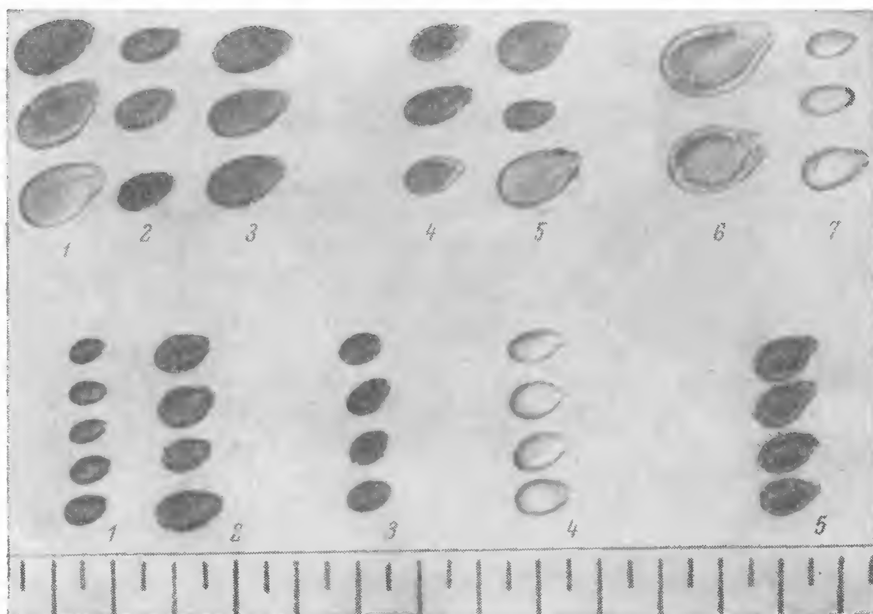


Рис. 1. Семена представителей рода *Citrullus.*

Верхний ряд: 1, 2, 3 — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. ssp. *lanatus* var.: *caffer, capensis, citroides.*; 4, 5 — ssp. *vulgaris* var.: *cordophanus, vulgaris*; 6, 7 — ssp. *mucosospermus* var.: *mucosospermus, senegalicus*; *нижний ряд:* 1, 2 — *C. colocynthis* (L.) Schrad. ssp. *stenotomus,* ssp. *insipidus*; 3 — *C. ecirrhosus* Cogn.; 4 — *C. naudinianus* (Sond.) Hook. f.; 5 — *Praecitrullus fistulolus* (Stocks) Pang.

легко ослизняющихся клеток. Эта ткань вместе с эпидермисом и образует слизистую капсулу. Свойственная семенам других форм арбуза многослойная склеренхима имеется только в рубчике семени. Защитный слой кожуры представлен лишь одним рядом каменистых клеток.

В Нигерии и Гане описанные формы арбуза возделывают ради семян, богатых маслом и белком. Некоторые сорта содержат до 60% масла, по качеству близкого к хлопковому.

Второй вид арбуза — *Citrullus colocynthis* — колоцинт, известен преимущественно в дикорастущем состоянии. Плоды его ядовиты, используются в медицине как желудочное средство. Вид полиморфен.

Еще Алефельд (1866) дифференцировал его на несколько разновидностей. Пангало (1930), изучая колоцинты разного происхождения, выделил четыре разновидности: var. *insipidus,* var. *stenotomus,* var. *pachyrrhizus,* var. *vulgaris.* Мы считаем целесообразным оставить две из них: var. *insipidus* и var. *stenotomus,* но рассматриваем их как подвиды. Две другие разновидности не имеют таксономических отличий от var. *stenotomus.*

Subsp. *insipidus* отличается от типичного колоцинта. Швейнфурт (1884) встречал эту форму в Египте в качестве возделываемой. Внешний облик растения имеет много общего со столовым арбузом, что дало осно-

вание Пангало (1930) считать эту разновидность группой cultus вида *C. colocynthis*, а А. И. Филову (1962) рассматривать ее как дикорастущую форму столового арбуза.

Подвид весьма полиморфен, имеет формы, приближающиеся к колоцинту и к столовому арбузу, легко скрещивается и с тем и с другим, давая растения гибридного характера. Вероятно, природа этого подвида также гибридная, и он является результатом одичания культурных сортов вследствие переопыления их с колоцинтами. Пангало упоминает только о формах с пресной мякотью, отсюда и название insipidus, но среди этого подвида встречаются и горькомясые образцы.

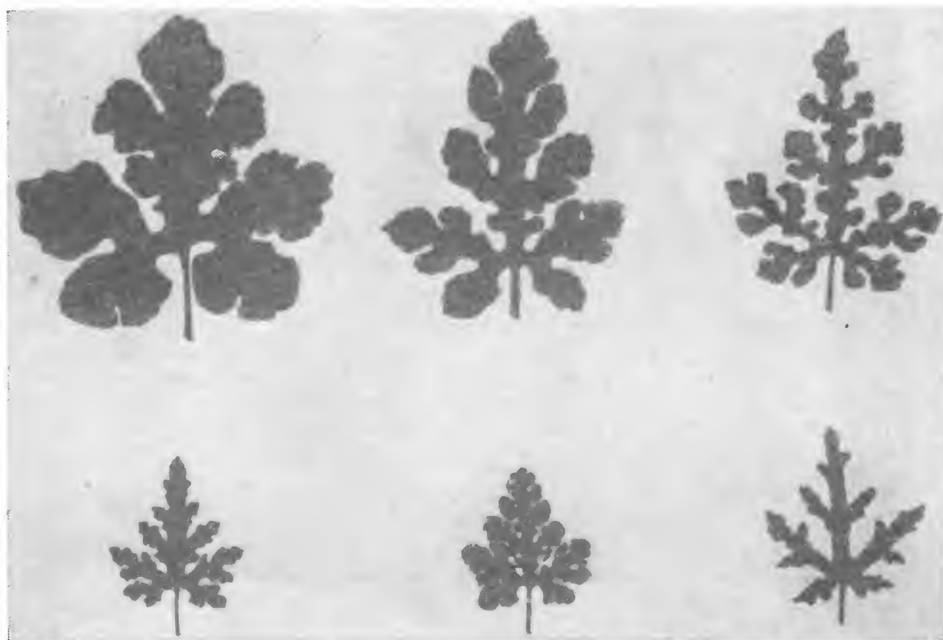


Рис. 2. Листья разных видов *Citrullus*.

Слева направо: *верхний ряд* — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. ssp. *lanatus*, ssp. *vulgaris*, ssp. *mucosospermus*; *нижний ряд* — *C. colocynthis* (L.) Schrad., *C. ecirrhosus* Cogn., *C. naudinianus* (Sond.) Hook. f.

Третий вид — *Citrullus ecirrhosus* — безусиковый арбуз, известен только в дикорастущем состоянии в Юго-Западной Африке. Ареал его почти ограничен районом пустыни Намиб.

Изучая этот вид в культуре, Пангало (1945) пришел к выводу, что он отличается от колоцинта лишь более слабым развитием усиков и его следует считать разновидностью последнего.

Более детальное изучение этого вида заставляет пересмотреть мнение Пангало. *C. ecirrhosus* отличается от колоцинта рядом морфологических признаков, имеет узкий замкнутый ареал, с трудом скрещивается с колоцинтом. Это несомненно самостоятельный вид, однако неправильно называть его безусиковым арбузом. При выращивании в культуре он образует вполне развитые двураздельные усики. Отсутствие усиков в естественных условиях его обитания обусловлено экологическими факторами. У другого обитающего здесь вида арбуза — *C. naudinianus* — усики тоже редуцированы почти до колючек, а у *Acanthosicyos horrida* превратились в острые шипы.

Cittullus naudinianus — арбуз Нодэна, четвертый вид этого рода, своеобразен по своим биологическим особенностям и морфологии. В отличие от других видов *Citrullus*, он является двудомным растением. Плоды его продолговатые, мелкие, покрыты толстыми коническими бугорками.

Кора плода снимается как у апельсина, мякоть съедобная, кисло-сладкая, с острым привкусом. Семена твердые деревянистые. Шимотзума (Schimotsuma, 1963) отмечает, что обычным способом семена этого вида прорастить не удается.

Для проращивания семян арбуза Нодэна мы использовали новый метод скарификации твердых семян, разработанный во Всесоюзном институте растениеводства. Нам удалось получить всходы, вырастить в культуре мужские и женские экземпляры этого вида и собрать гербарий. Характерной особенностью растений является быстрое укоренение стеблей в местах их соприкосновения с землей. Растения этого вида не поражались ни одним заболеванием, которые были отмечены на культурных сортах.

Очень своеобразным оказалось строение кожуры семян этого вида. Непосредственно под эпидермисом, состоящим из коротких клеток с толстой кутикулой, расположена многослойная ткань из каменистых клеток. Дифференциация субэпидермальной ткани, свойственная другим видам *Citrullus*,у *C. naudinianus* отсутствует.

По структуре кожуры семени вид близок к роду *Acanthosicyos*. Отсутствие дифференциации слоев семенной кожуры свидетельствует о древности этих форм.

Положение *C. naudinianus* в системе *Citrullus* еще окончательно не определено. Монограф *Cucurbitaceae* Южной Африки Меузе (Meeuse, 1962) считает его формой, связывающей *Citrullus* с *Cucumis* и выделяет в особый подрод *Pseudocucumis*. Основанием для такого выделения являются простые шиповидные усики, бугорчатые плоды и химический состав горького вещества. Джеффри (1962), основываясь на палинологических данных, выводит *C. naudinianus* за пределы рода *Citrullus* и относит к роду *Acanthosicyos*. Он считает, что нельзя рассматривать этот вид как переходную форму между *Cucumis* и *Citrullus*, так как пыльца его не имеет ничего общего с пыльцой *Cucumis*.

Шимотзума (1963) рассматривает *C. naudinianus* в системе рода *Citrullus*, так как он скрещивается, хотя и с трудом, со всеми видами этого рода.

Знаменательно, что ботаники стремятся найти связующее звено между двумя родами, центры происхождения которых находятся в Африке и ареалы тесно соприкасаются. Пангало считал таким мостовым видом *Praecitrullus fistulosus*, Меузе — *Citrullus naudinianus*.

Своеобразие этих видов естественно вызывает мысль об их особом положении. По своей экологии они диаметрально противоположны. Если *Praecitrullus* — мезофит, приспособившийся к муссонному климату Индии, то *C. naudinianus* является типичным ксерофитом. Многолетний клубневидный корень и твердые каменистые семена обеспечивают выживание этого вида в пустыне Намиб и Калахари. *C. naudinianus* — форма несомненно древняя. Возможно, он и является реликтовым видом, сохранившимся с тех далеких времен, когда род *Citrullus* еще не обособился. Однако мы не имеем пока достаточных оснований для такого утверждения.

РОД АРБУЗ — Gen. CITRULLUS Schrad.

Schrader in Ecklon et Zeyh., 1836, Enum. pl. Afr. austr. 2 : 279; 1838, Linnaea, 12 : 412; 1953, Taxon 2, 4 : 99, nom. conserv.

Typus: *Citrullus vulgaris* Schrad. (*C. lanatus* (Thunb.) Mansf.).

Отвергаемые названия: *Anguria* Mill., 1754; *Colocynthis* Ludwig, 1757; *Citrullus* Necker, 1790.

Растения однолетние или многолетние, стелющиеся. Стебель разветвленный, с мягким или жестким опушением, 2—5-раздельными усиками. Листья обратнояйцевидной формы, трехнервные, рассеченные, очень редко цельнокрайные. Цветки одиночные раздельнополые или обоеполые. Чашелистики и лепестки срастаются при основании. Венчик

желтый, 5-лепестный, тычинок пять, две сросшиеся попарно. Одна свободная. Рыльце пестика трехлопастное, завязь нижняя трехгнездная. Плод тыквина, многосемянный сочный, не отпадает от плодоножки. Семена удлиненные, с твердой кожурой. Число хромосом 2n=22.

Происхождение — Африка. Распространен в тропических и субтропических областях земного шара. Представлен дикорастущими, полукультурными и возделываемыми формами.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Усики развитые, 2—5-раздельные, плоды гладкие . . . . 2.
\+ Усики короткие, одиночные, шиповатые, плоды бугорчатые . . . .
4. Арбуз Нодэна — *C. naudinianus* (Sond.) Hook. f.
2. Опушение густое, мягкое, плоды крупные без горечи . . . . . .
1. Арбуз обыкновенный — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf.
\+ Опушение жесткое, плоды горькие . . . . 3.
3. Листья узкие, сильно рассеченные, плоды шаровидные . . . . .
2. Арбуз колоцинт — *C. colosynthis* (L.) Schrad.
\+ Листья широкие, гофрированные, плоды угловатые . . . .
3. Арбуз безусиковый — *C. ecirrhosus* Cogn.

1. Citrullus lanatus (Thunb.) Mansf. 1959, Kulturrfl. Beiheft 2 : 421. — *Momordica lanata* Thunb. 1794, Prodr. pl. cap.: 13. — *Citrullus battich* Forsk. 1775, Fl. aeg.-arab. : 167, sine descr. generica. — *C. pasteca* Sageret 1826, Ann. Sc. Nat., ser. 1,8 : 312. — *C. vulgaris* Schrad. 1836, in Eckl. et Zey., Enum. : 279; 1838, Linnaea, 12 : 412; Naud. 1859, Ann. Sc. Nat. 4 ser. 12 : 10; Pax in Engl. 1894, Pflanzenfam. 4,5 : 27; Cogn. u. Harms in Engl. 1924, Pflanzeng. 88 : 103; Васильченко 1957, Фл. СССР, 24 : 111. — *C. chodospermus* Fal. et Dunal, 1836. Bull. soc. agric. Herault : 264. — *C. caffer* Schrad. 1834, Index sem. Gotting.; 1836, Linnaea, 10 : 109. — *C. caffrorum* Schrad. 1838, Linnaea, 12 : 413. — *C. amarus* Schrad. 1834, l. c. : 413. — *C. edulis* Spach 1838, Hist. nat. veg. Phan. 6 : 214. — *C. citrullus* Karsten 1883, Pharm. med. Bot. : 889. — *C. aedulis* Pang. 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 44; Вавилов, 1937, Теорет. осн. сел., 3 : 144. — *C. edulis* Pang. 1945, Бюлл. МОИП, Биолог. 50, 5—6 : 80. — *Anguria citrullus* Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, in corr. — *A. indica* seu batteca Rumph. 1747, Herb. amb. 5 : 400. — *Colocynthis amarissima* Schrad. 1833, Index sem. Gotting. : 2; 1836, Linnaea, 10 : 70. — *C. citrullus* O. Kuntze 1891, Revis 1 : 259. — *Cucumis colocynthis* Thunb. 1794, l. c. : 13. — *C. gigantea* Salisb. 1796, Prodr. : 157. — *C. amarissimus* Schrad. 1827, Index sem. Gotting. : 2. — *C. dissectus* Decne. 1834, Nouv. Ann. Mus. Paris, 3 : 449. — *Cucurbita citrullus* L. 1753, Sp. pl. : 1010. — *C. anguria* Duch. in Lam. 1786, Encycl. 2 : 158, nomen illegit. — *C. pinnatifida* Schrank 1824, Sylloge pl. Ratisb. 1 : 190. — *C. caffra* Schrad. 1836, Eckl. et Zey., Enum. : 279.

Typus: «*Cucurbita citrullus*: foliis multipartitis. Habitat in Apulia, Calabria, Sicilia.» (Linn.).

Названия на разных языках: русский — арбуз, тот же корень на языках монгольской группы, английский — watermelon, немецкий — Wassermelon, французский — melon d'eau, pasteque, испанский — sandia, sandilla, арабский — battich, batteik.

Полиморфный вид, включающий дикорастущие и возделываемые формы пищевого и кормового назначения.

Subsp. lanatus. — *Momordica lanata* Thunb. 1794, Prodr. pl. cap.:13. — *Citrullus amarus* Schrad. 1834, l. c. : 413. — *C. caffer* Schrad. 1834, Index sem. Gotting. : 2; 1836, Linnaea, 10 : 109. — *C. vulgaris* var. *lanatus* Bailey, var. *citroides* Bailey, 1930, Gent. Herb. 2 : 186. — *C. colocynthoides* Pang. (non Schweinf.) 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : : 66,81. — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. var. *lanatus*, var. *citroides*, 1959, Kulturpfl. Beiheft 2 : 421.

Характерным признаком подвида является густое мягкое опушение растений, особенно молодых побегов и завязи. Отсюда название lanatus — шерстистый.

Растения длинноплетистые, с мягкими крупными слабо рассеченными листьями. Цветки ярко-желтые, с заостренными лепестками. Мякоть плода плотная, белая или желтоватая, иногда горькая. Семена выпуклые, без рубчика.

Объединяет дикорастущие формы Южной и Юго-Западной Африки, а также возделываемые за пределами континента кормовые и цукатные арбузы. Включает три разновидности: var. *caffer*, var. *capensis*, var. *citroides*.

Var. caffer (Schrad.) Mansf. — *C. lanatus*, var. *caffer* 1959, Kulturpfl. Beiheft 2 : 421. — *C. caffer* Schrad, 1834, Index sem. Gotting.; 1836, Linnaea, 10 : 109. — *C. caffrorum* Schrad. 1838, Linnaea, 12 : 413.

Растения мощные, с густым войлочным опушением. Стебель толстый, отчетливо гранистый. Листья крупные, до 25 см, слабо рассеченные, с округлыми долями и неприятным специфическим запахом. Цветки крупные, ярко-желтые, чаще обоеполые. Плоды до 20 кг весом, обычно неправильной формы с нечетким рисунком в виде разорванных полос или пятен. Мякоть сочная, сладковатая, содержит до 4—5% растворимого сухого вещества. Семена крупные, красные или коричневые.

Дикорастущие съедобные арбузы Калахари и прилежащих областей. Местное название — tsamma.

Var. capensis (Alef.) Fursa comb. nov. — *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. var. *capensis* Alef. 1866, Landwirtschaftl. Fl. : 211. — *C. amarus* Schrad. 1934, l. c. : 413.

Растения длинноплетистые, с более мелкими, чем у каффрского арбуза, листьями и плодами. Цветки раздельнополые, плоды шаровидные, с четким рисунком из мозаичных полос на розовато-желтом фоне. Мякоть твердая, белая, обычно горькая. Семена оливковые или коричневые.

Разновидность распространена особенно широко в бывшей Капской области, откуда и получила свое название. Часто встречается как сорняк на полях.

Var. citroides (Bailey) Mansf. 1959, Kulturpfl. Beiheft 2 : 421. — *C. vulgaris* var. *citroides* Bailey 1930, Gent. Herb. 2 : 186. — *C. colocynthoides* Pang. 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 66,81.

По морфологическим признакам разновидность близка к каффрской, но более выровнена. Цветки всегда раздельнополые. Плоды цилиндрические или шаровидные, с пятнистым или полосатым рисунком. Мякоть белая или желтоватая, плотная, с высоким содержанием пектина. Семена узкие, оливковые, реже красные.

К этой разновидности относятся кормовые и цукатные арбузы, возделываемые в СССР и США. Они очень неприхотливы, растут в засушливой степи и полупустыне. Плоды могут храниться в течение нескольких месяцев.

Subsp. vulgaris (Schrad.) Fursa comb. nov. — *C. vulgaris* Schrad. 1836, in Eckl. et Zey., Enum. : 279; 1838, Linnaea, 12 : 412. — *C. edulis* Spach, 1838, Hist. nat. veg. Phan. 6 : 214. — *C. aedulis* Pang. 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 44,81. — *C. edulis* Pang. 1945, Бюлл. МОИП, Биолог., 50,5—6 : 80.

Стебель средней длины, округло-гранистый, слабо опушенный. Листья сизо-зеленые, без запаха, средне- и сильно рассеченные. Цветки обоеполые или раздельнополые. Венчик светло-желтый, с округлыми лепестками. Плоды разнообразны по форме и окраске. Мякоть сочная, сладкая. Семена с рубчиком.

Объединяет культурные и полукультурные возделываемые формы арбуза. Первые широко распространены в субтропическом поясе, вторые сосредоточены в Северо-Восточной Африке.

Var. vulgaris — *C. aedulis* Pang. 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 44,81. — *C. edulis* Pang. 1945, Бюлл. МОИП. Биолог., 50,5—6 : 80.

Стебель округло-гранистый, до 2 м длины, слабо опушенный. Листья рассеченные, иногда цельнокрайные. Цветки обоеполые, реже раздельнополые. Мякоть зернистая, сочная, разных оттенков — от лимонной до малиновой, содержит до 10—11% сахара. Семена разнообразны по цвету и размеру.

Столовый десертный арбуз, широко возделываемый в странах субтропического пояса от 25 до 48° с. ш. Особенно распространен в СССР и США, где занимает большие площади.

Дифференцирован Т. Б. Фурса (1965) на 8 экологических типов, сформировавшихся в разных климатических условиях при различных способах культуры: русский, малоазиатский, среднеазиатский, афганский, индийский, восточноазиатский, дальневосточный, американский. Экотипы различаются между собой по степени окультуренности сортов, по форме плодов, характеру и окраске мякоти, по рассеченности листьев, их анатомическому строению и некоторым особенностям водного режима, свидетельствующим о разной степени ксерофильности.

Var. cordophanus (Ter-Avan.) Fursa comb. nov. — *C. lanatus* ssp. *cordophanus* Ter-Avan. 1966, Бот. журн., 51,3 : 423. — *C. vulgaris* var. *sudanicus* Fil. et Fursa, 1962, Бот. журн., 47 : 1039, descr. ross.

Ввиду того что нами не обнаружен гербарный образец типа ssp. *cordophanus* Ter-Avan., мы выделяем неотип: «Происхождение — Судан. Репродукция — Геническая опытная станция, 4 VIII 1966, герб. лист № 5252, № по каталогу ВИР — 4102, собр. Т. Б. Фурса».

Растения длинноплетистые, с прижатыми к земле грубыми рассеченными листьями. Цветки обоеполые, плоды шаровидные, с полосатым рисунком или однотонные. Мякоть желтоватая, содержит 5—6% сахара и пектиновые вещества. Плоды могут храниться несколько месяцев. Мякоть при этом мацерируется.

Представлена полукультурными формами, встречающимися в Судане, Верхнем Египте, Кении. В засушливой саванне плоды этого растения служат источником воды.

Subsp. mucosospermus Fursa subsp. nov. — Caulis tenuis, 1.5 m long internodiis longis. Flores diclini, sublutei. Fructus globosi, 12—14 cm. diam., pulpa dura alba amara vel insipida. Semina plana, magna cucurbitoidea, in capsulis mucosis, pelliculae structura propria. Formae spontaneae et subspontanea Africae occidentalis. (Gana, Gvinea, Senegal).

Typus: Forma macrosperma. Origo — Gana. Reproductio — SAS WIR, 5 VIII 1957, specimen herbaceum № 3833, catalogi numerus WIR k-3742, lg. N. P. Oltarshevskyi (WIR).

Paratypus: Forma microsperma. Origo — Gvinea. Reproductio — Statio experimentalis Genizeskaja, 25 VII 1970, introductionis numerus 289367, lg. T. B. Fursa (WIR).

Стебель тонкий, 1.5 м длиной, с длинными междоузлиями. Цветки раздельнополые, светло-желтые. Плоды шаровидные, 12—14 см диаметром, с твердой горькой или безвкусной мякотью. Семена плоские, крупные как у тыквы, заключены в слизистые капсулы. Имеют своеобразное строение кожуры.

Тип: Крупносемянная форма. Происхождение — Гана. Репродукция — САС ВИР, 5 VIII 1957, герб. лист № 3833, № по каталогу к-3742, собр. Н. П. Олтаржевский (WIR).

Паратип: Мелкосемянная форма. Происхождение — Гвинея. Репродукция — Геническая опытная станция, 25 VII 1970, интродукционный № 289367, собр. Т. Б. Фурса (WIR).

Дикорастущие и полукультурные формы Западной Африки (Гана, Нигерия, Гвинея, Сенегал).

Var. mucosospermus — Стебель отчетливо гранистый, тонкий. Листья сильно рассеченные, темно-зеленые, прижатые к земле. Плоды однотон-

ные или с полосатым рисунком 12—14 см. Мякоть очень твердая, чаще горькая. Семена крупные, плоские, в слизистых капсулах.

Представлена дикорастущими и полукультурными формами. Распространена в Гане и Нигерии. В пищу используют семена, богатые маслом и белком.

Var. senegalicus — *C. vulgaris* var. *senegalicus* Fursa 1962, Бот. журн., 47 : 1039. sine typo. Folia erecta dissecta. Flores perfecti. Fructus 18—20 cm diam., saepe striati. Pulpa alba vel helvola, edulis sed subdulcis. Semina parva et plana. Formae subspontaneae.

Ввиду того что гербарные образцы этой разновидности пока не собраны, тип не приводится.

Черты ксероморфной организации в общем облике растения выражены слабее, чем у предыдущей разновидности. Листья прямостоячие, рассеченные. Цветки обоеполые. Плоды до 20 см в диаметре, чаще с полосатым рисунком. Мякоть белая или бледно-розовая, съедобная, но мало сладкая. Семена более мелкие, чем у предыдущей разновидности, 0.7 см длины.

2. Citrullus colocynthis (L.) Schrad. — *Cucumis colocynthis* L. 1753, Sp. pl. : 1010. — *C. pseudocolocynthis* Wender. 1834, Sel. sem. hort. Marb. — *Citrullus colocynthis* Schrad. 1838, Linnaea, 12 : 414; Naud. 1859, Ann. Sc. Nat., 4 ser. 12 : 99; Pax, 1894, Pflanzenfam. 4,5 : 27; Cogn. u. Harms in Engl. 1924, Pflanzenr. 88 : 109; Пангало, 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 70; Никитин, 1954, Фл. Туркм., 6 : 366; Васильченко, Фл. СССР, 24 : 113. — *Colocynthis vulgaris* Schrad. 1833, Index sem. hort. Gotting. : 2. — *C. officinalis* Schrad. 1838, Linnaea, 12 : 421. — *C. officinarum* Cogn. in DC. 1881, Mon. Phan. 3 : 511; Mansf. 1959, Kulturpflanz. Beiheft 2 : 421.

Typus. «*Cucumis colocynthis*: foliis multifidis, pomis globosis» (K).

Встречается в пустынях Северной Африки, Аравии, Ирана, Афганистана, Передней Индии, Австралии. Обнаружен Н. Н. Карягдыевым (1950) на территории СССР в Туркмении, в долине р. Теджен.

Subsp. stenotomus (Pang.) Fursa comb. nov. — *C. colocynthis* var. *stenotomus* Pang. 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 72.

Однолетние или многолетние растения, иногда с толстым деревянистым корнем. Стебель короткий, сильно разветвленный. Листья мелкие, до 10 см, сизо-зеленые, жесткоопушенные, сильно рассеченные. Усики двураздельные, хорошо развитые, обладают свойством гаптотропизма. Цветки раздельнополые мелкие, до 2.5 см, с округлыми бледно-желтыми лепестками. Плоды мелкие, 5—12 см в диаметре, высыхающие. Окраска зрелого плода тускло-лимонная. Мякоть плотная, белая, сухая, горькая, ядовитая. Семена мелкие, 0.5—0.7 см, без рубчика, коричневые.

Распространен от Северной Африки до Индии.

Subsp. insipidus (Pang.) Fursa comb. nov. — *C. colocynthis* var. *insipidus* Pang. 1930, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3 : 73.

Стебель тонкий, более длинный, чем у типичного колоцинта. Листья прямостоячие, мягко опушенные. Цветки раздельнополые. Плоды крупные, до 18 см в диаметре, часто неправильной угловатой формы, розово-охристые, с полосатым мозаичным рисунком. Мякоть белая или розовая, горькая или пресная. Семена крупнее, чем у типичного колоцинта, иногда с рубчиком.

Распространен по берегам Средиземного моря — в Алжире, Тунисе, Египте, Иордании.

3. Citrullus ecirrhosus Cong. 1888, Verh. Bot. ver. Prov. Brandenburg, 30 : 151; in Engler 1888, Bot. Jahrb., 10 : 270; Dinter 1919, Fedde, Repert. 15 : 432; Cogn. u. Harms in Engl. 1924, Pflanzenr. 88 : 115; Meeuse, 1962, Bothalia, 8 : 58. — *Colocynthis ecirrhosus* (Cogn.) Chakrav. 1949, Sci. St. Cult. 15 : 32.

Typus: «near Swakopmund, Marloth 1192». Юго-Западная Африка (B).

Многолетнее растение с деревянистым корнем. Стебель длинный, до 3 м, округло-гранистый, толстый, с редким, но жестким опушением. Междоузлия длинные, 13—15 см, листья мелкие, 6—8 см, сильно рассеченные, с округлыми долями, гофрированные, обладают неприятным запахом, полуприжаты к земле. Усики двураздельные, вполне развитые. Цветки раздельнополые, крупные, 3.5—4 см, с желтыми округлыми лепестками. Плоды крупные, 15—17 см в диаметре, угловатые, серо-зеленые, с тусклыми полосами. Мякоть белая, плотная, горькая. Семена мелкие, широкие, темно-коричневые.

Вид известен только в дикорастущем состоянии, зарегистрирован в Намибе (Юго-Западная Африка). Эндем.

4. Citrullus naudinianus (Sond.) Hook. f. in Oliv. 1871, Fl. Trop. Afr. 2 : 549; Cogn. in DC. 1881, Mon. Phan. 3 : 511; 1880. Verh. Bot. ver. Prov. Brandenburg, 30 : 150; Cogn. u. Harms in Engl. 1924. Pflanzenr. 88 : 114; Meeuse, 1962, Both., 8 : 55. — *Cucumis dissectifolius* Naud. 1859, Ann. Sc. Nat., 4 ser. 11 : 23. — *C. naudinianus* Sond. in Harv. et Sond. 1862, Fl. cap. 2 : 496. — *Colocynthis naudinianus* (Sond.) Kuntze 1891, Rev. gen. 1 : 256.

Lectotypus: «*Cucumis dissectifolius* Naud.: Transvaal — Potchefstroom: Mooi River, Burke 488» (K).

Двудомное многолетнее растение, с клубневидным корнем. Стебель тонкий, очень длинный, 3—4 м, почти голый. Листья мелкие, 6—8 см длиной, грубые, рассеченные почти до основания, с узкими удлиненными долями. Усики простые, редуцированы до колючек. Цветки раздельнополые, со светло-желтыми лепестками. Завязь и плод покрыты короткими коническими шипами. Плоды эллиптические, мелкие, 6—12 см длиной, 4—8 см шириной, съедобные. Семена выпуклые, гладкие, белые, 0.8 см длиной. Прорастание спорадическое.

Вид зарегистрирован в Анголе, Южной и Северной Родезии (ныне Замбии), в Юго-Западной Африке, Трансваале, Мозамбике. Известен только в дикорастущем состоянии.

ЛИТЕРАТУРА

Алешина Л. А. (1964). О пыльце тыквенных. Бот. журн., 49, 12. — Алиева А. Г. (1939). Цитологическое исследование арбузов. Соц. наука и техника, 9. — Гуляев В. А. (1962). О типе зародышевого мешка *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pang. ДАН СССР, 146, 5. — Гуляев В. А. (1963). Сравнительная эмбриология *Cucurbitaceae* и ее значение для систематики семейства. Бот. журн., 48, 1. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Карягдыев Н. Н. (1950). Новый вид для флоры СССР *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, 12. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1959). — Пангало К. И. (1930). Арбузы северного полушария. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23,3. — Пангало К. И. (1944). Новый род семейства *Cucurbitaceae Praecitrullus* m. — праправщур современных арбузов (*Citrullus* Forsk.). Бот. журн., 29,5. — Пангало К. И. (1945). Состав и эволюция рода *Citrullus* Forsk. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 50, 5—6. — Сойфер В. Н. (1964). Анатомия семян семейства *Cucurbitaceae* Juss. как систематический признак. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69,1. — Тер-Аванесян Д. В. (1966). Арбуз кордофанский *Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf. ssp. *cordophanus* Ter-Avan. Бот. журн., 51,3. — Филов А. И. (1962). Новые данные о происхождении и классификации арбузов (*Citrullus* Forsk.). Бот. журн., 47,7. — Флора СССР. (1957). *Cucurbitaceae*, 24. — Фурса Т. Б. (1965). Экотипы арбузов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 37,2. — Alefeld F. (1866). Landwirtschaftliche Flora...: 209. — Bailey L. H. (1930). Three discussions in *Cucurbitaceae*. Gent. Herb., 2, 4. — Cogniaux A., H. Harms. (1924). Pflanzenreich, 4, 88. — Jeffrey C. (1962). Notes on *Cucurbitaceae* including a proposed new classification of the family. Kew Bull., 15, 3. — Jeffrey C. (1964). A note on pollen morphology in *Cucurbitaceae*. Kew Bull., 17,3. — Khoshoo T. H. (1955). Cytotaxonomy of Indian species of *Citrullus*. Current. Sci., 24. — Linné C. (1753). Species plantarum, 2 : 1011. — Livingston D. (1857). Missionary travels and researches in Southern Africa. — Mansfeld R. (1959). Vorlaufiges Verzeichnis landwirtschaftlich und gartnerisch kultivierter Pflanzenarten. Kulturpflanze, Beih., 2. — Meeuse A. (1962). The *Cucurbitaceae* of Southern Africa. Bothalia, 8. — Rane F. (1901). Growing Watermelons in the North and classification of Watermelons. New Hampsh. Coll. Agr. Exp. Sta. Bull., 86. — Schweinfurth G.

(1884). Über Pflanzenreste aus altaegyptischen Gräbern. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., II. — Shimotsuma M. (1963). Cytogenetic and Evolutionary Studies in the genus *Citrullus*. Report Kihara Inst Biol. Research, 15.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

(Получено 25 IV 1971).

SUMMARY

Many years' studies of cultivated and free growing forms of the genus *Citrullus* have made it possible to correct the existing classifications of species and intraspecific taxa.

The article presents data from literature of recent years proving that the genus *Praecitrullus* is not the ancestor form of *Citrullus* and, moreover, has nothing in common with it.

New intraspecific classification of *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. more fully reflecting the variety of its forms is proposed. *C. lanatus* is divided into three subspecies: ssp. *lanatus*, ssp. *vulgaris* (Schrad.) Fursa and ssp. *mucosospermus* Fursa, in which in its turn varieties are differentiated. Usage of the new method of scarification of hard seeds provided possibility for studying in culture the species *C. ecirrhosus* Gogn. and *C. naudinianus* (Sond.) Hook. f., seeds of which do not germinate in usual conditions.

УДК 576.11 : 582.734

В. Н. Гладкова

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПОДСЕМЕЙСТВА *MALOIDEAE*

V. N. GLADKOVA. ON THE ORIGIN OF SUBFAMILY *MALOIDEAE*

Обсуждается проблема родственных связей подсем. *Maloideae*. На основании внешнеморфологических, анатомических и кариологических данных яблоневые сближались разными авторами с *Prunoideae*, *Spiraeoideae*, *Rosoideae*. Выдвигалась гипотеза гибридогенного происхождения этого подсемейства. В работе показано, что сближать яблоневые можно только со спирейными, среди которых триба *Quillajeae* обнаруживает наиболее тесные родственные связи с ними. Яблоневые возникли, по-видимому, от общих с *Quillajeae* предков, уже имевших основное число хромосом 17.

Вопрос о родственных связях подсемейства яблоневых (*Maloideae*) давно обсуждается в литературе. Существует множество мало связанных между собой гипотез о происхождении яблоневых, основанных на внешнеморфологических, анатомических и цитологических данных.

Мы попытались рассмотреть все существующие гипотезы происхождения яблоневых и внести некоторую ясность в этот вопрос.

На основе новейших исследований яблоневые рассматриваются чаще всего как подсемейство в составе семейства розоцветных наряду с тремя другими подсемействами: *Spiraeoideae* (спирейные), *Rosoideae* (розовые) и *Prunoideae* (сливовые). Четыре подсемейства розоцветных различаются строением цветков и плодов. Плод спирейных — циклическая 5—3-листовка (иногда 1—2-листовка); плодолистики свободные в большинстве случаев или сросшиеся (в трибе *Quillajeae*). Для большинства сливовых характерны мономерный гинецей, висячие семезачатки, плод костянка. Яблоневые и розовые имеют сохраняющийся при плодах гипантий, который у яблоневых всегда мясистый и срастается с плодолистиками, за счет чего формируется плод-яблоко на основе нижней или полунижней завязи. У *Rosoideae* гипантий, сохраняющийся при плодах, может становиться мясистым (виды *Rosa* L.) или сухим (*Agrimonia* L.), но никогда не срастается с плодолистиками. *Rosoideae* имеют разные типы плодов: цинарродий, многокостянки, многоорешки на сухом или сочном гинофоре и малокостянки и малоорешки. Семезачатки у большинства *Rosoideae* висячие, у большинства *Maloideae* прямостоячие.

Существуют переходные формы, обладающие признаками нескольких подсемейств и являющиеся реликтами каких-то древних типов розоцветных, свидетельствуя об общности их происхождения.

Рядом систематиков (Maximowicz, 1879; Тахтаджян, 1966; Каден, 1968; Пояркова, неопубликованные данные) спирейные, большинство представителей которых имеет апокарпный гинецей и плод 5—3-листовку, рассматриваются как наиболее древняя группа розоцветных.

Вопрос о положении яблоневых в системе розоцветных впервые был подробно рассмотрен К. И. Максимовичем (1879). Он сближает яблоневые со спирейными, считая их родство настолько явным, что предложил даже рассматривать их в качестве двух триб одной общей группы *Pomaceae*; при этом трибу *Spiraeeae* он считает более древней ступенью,

а трибу *Pomariae* (яблоневые) более молодой, производной. Соединяют их относящиеся к спирейным трибы *Quillajeae* и *Gilleniae*, куда входят роды с переходными между трибами признаками.

Несколько иного взгляда придерживался Фоке (Focke, 1894). Он считал, что, несмотря на различия в строении плода, у яблоневых много сходства с *Prunoideae* и что подобно последним они ответвляются от спирейных, среди которых к ним близко примыкают *Quillajeae*. Свидетельством родства *Prunoideae* и *Maloideae* Фоке считает наличие в той и другой группе амигдалина, что несвойственно другим розоцветным.

Взгляды классиков-систематиков, основанные на изучении внешней морфологии и географического распространения, были затем в значительной степени подтверждены анатомическими исследованиями семейства розоцветных. В 1918 г. появилась работа Юэла (Juel, 1918), в которой роды всех триб розоцветных были им охарактеризованы в отношении числа и ориентации семезачатков и числа семян. Юэл выявил, что яблоневые по ориентации семезачатков полностью аналогичны трибе *Quillajeae*. *Cydonia* Mill. из *Maloideae* имеет горизонтальные семезачатки в большом числе и плодолистики эписепальные, как *Quillaja* Mol. и *Kageneckia* Ruiz et Pav., а остальные роды яблоневых как бы соответствуют типу *Vauquelinia* Correa ex Humb. et Bonpl. с прямостоячими апотропными семезачатками.

Еще более подробное анатомическое исследование розоцветных предприняла Стерлинг (Sterling, 1963, 1964а, б, в, 1965а, б, в, 1966а, б, в, 1969). У яблоневых ею детально рассмотрены следующие признаки: срастание плодолистиков с цветочной трубкой, состояние шва плодолистиков, срастание интегументов семезачатков, строение проводящей системы плодолистиков. В результате сопоставления данных по разным подсемействам она пришла к выводу, что между *Spiraeoideae* и *Maloideae* имеется большое сходство, но едва ли возможно, следуя Максимовичу, вывести одну трибу из другой. У яблоневых не встречаются эпитропные семезачатки, тогда как у спирейных это принципиальный тип. Кроме того, имеется много доказательств прогрессивного строения плодолистиков спирейных: слияние интегументов семезачатков, намечающееся срастание плодолистиков между собой и с цветочной трубкой, слияние проводящих пучков. Стерлинг сочла поэтому возможным предположить, что обе трибы имели общего предка, а в процессе последующей эволюции разошлись.

В последнее время было предпринято и палинологическое изучение розоцветных (Reitsma, 1966; Демченко, 1967), в результате которого обнаружено, что разные трибы розоцветных имеют много общего и в строении пыльцы.

Существующие представления о происхождении яблоневых были переосмыслены с появлением сведений о хромосомных числах. Установлено, что подсемейства розоцветных различаются числами хромосом. *Spiraeoideae* имеют основные числа хромосом $x=8$ и 9, *Prunoideae* $x=8$, *Rosoideae* $x=7$ (8, 9) и *Maloideae* $x=17$. С обнаружением числа $x=17$ у яблоневых было высказано предположение о его вторичном происхождении. Но точки зрения разных цитологов на способ происхождения основного числа хромосом яблоневых разошлись.

По-видимому, первую гипотезу о происхождении $x=17$ высказал Кобэль (Kobel, 1927). Так как в семействе розоцветных числа $n=8$ и $n=16$ были найдены многократно, следует полагать, что у предков яблоневых одна из хромосом либо удвоилась, либо расщепилась. Затем Небэль (Nebel, 1929), исследуя хромосомные числа *Malus* Mill. и *Vitis* L., высказал предположение, что число 17 возникло от пентаплоидной формы ($2n=35$) с основным числом 7 в результате анеуплоидии.

Эти гипотезы не были никем поддержаны, поскольку маловероятно, чтобы изменение на одну хромосому у полиплоидной формы дало такой качественный эффект.

Следующая гипотеза была высказана Дарлингтоном и Моффетом (Darlington a. Moffet, 1930). При изучении микроспорогенеза диплоид-

ной яблони ими были обнаружены при первом делении мейоза множественные ассоциации хромосом, причем наименьшее количество ассоциаций было 7: 4 квадривалента и 3 гексавалента. Кроме того, при подсчетах чисел хромосом у потомков триплоидных растений, опыленных пыльцой диплоидов, выяснилось, что наиболее часто встречается число 41; авторы объясняют это наибольшей частотой гамет с первичным числом 7 и вторично сбалансированным — 34 (34+7). На основе этих наблюдений они пришли к выводу, что число 17 является вторичным основным числом, возникшим на основе первичного числа 7 у тетраплоидного растения (2n=28), причем 4 хромосомы первичного набора, 7 представлены в этом наборе дважды, а 3 хромосомы трижды. Гипотетическая формула основного набора 17 выглядит так: AAABBBCCCDDEEFFGG. Возникновение вторичного основного числа должно было иметь большое эволюционное значение, и именно этому *Maloideae* обязаны своими специфическими морфологическими чертами. В дальнейшем эта полисомическая гипотеза проводилась в работах Моффета (Moffet, 1931а, б) и повторяется в работе Дарлингтона (Darlington, 1963).

Гипотеза Дарлингтона и Моффета была подвергнута основательной критике в работах Сакса (Sax, 1931, 1932, 1933). По утверждению Сакса, интерпретация мультивалентов у диплоидных видов сомнительна, так как это могут быть не настоящие мультиваленты, а группы, возникающие при контакте хромосом в поздней метафазе. Исследовав мейоз у многих родов яблоневых, Сакс не нашел доказательств существования настоящих мультивалентных хромосомных ассоциаций. Наличие большого количества унивалентов у триплоидов также не подтверждает полисомическую теорию. Что же касается преимущественной встречаемости в потомстве триплоидов, опыленных пыльцой диплоидных растений, сеянцев с числом хромосом 41, а не с теоретически ожидаемым 42—43, то это нетрудно объяснить потерей унивалентов при редукционном делении у триплоида. Поэтому, считал Сакс, если вторичные ассоциации хромосом доказывают наличие полиплоидии, то более вероятно предположить, что число 17 возникло на основе первоначального числа 8, и существующие роды имеют тетраплоидные наборы плюс один бивалент. Такая интерпретация могла бы объяснить появление случайных квадри- и гексавалентов и наличие 16 и 24 бивалентов в мейозе у боярышников, о чем сообщалось в работе Лонгли (Longley, 1924). Заметим, однако, что ссылка на боярышник неудачна, так как основное число 16, установленное для боярышников Лонгли, оказалось ошибочным.

В дальнейшем точка зрения Сакса претерпела некоторую эволюцию. Он пришел к заключению, что поскольку доказательства полисомической теории очень слабы, более вероятно аллополиплоидное происхождение основного числа 17 путем гибридизации двух примитивных форм *Spiraeoideae* или *Spiraeoideae* и *Rosoideae* (Sax, 1931, 1932). Доказательствами этого служат особенности мейоза, отсутствие мультивалентов у диплоидов, образование унивалентов у триплоидов, большая вариабельность при вторичном спаривании хромосом. Хромосомы предковых родов, участвовавших в скрещивании, были достаточно гомологичны, чтобы допустить гибридизацию, но недостаточно гомологичны, чтобы обеспечить нормальную конъюгацию хромосом в мейозе и образование фертильных гамет. Удвоение числа хромосом сделало возможным их спаривание и восстановило фертильность. Дифференциация родов может объясняться множественным происхождением сходных типов, хотя более вероятно, полагает Сакс, что яблоневые произошли от единого предкового типа и что мутации и небольшие изменения в морфологии хромосом ответственны за дифференциацию родов и видов.

Существует еще одна работа, касающаяся этого вопроса. При изучении морфологии хромосом яблонь Е. В. Великанова и Д. Ф. Петров (1934) выделили 7 групп хромосом; но по составу эти группы оказались не такими, как следовало ожидать, исходя из полисомической теории происхождения x=17 от числа 7. Авторы выдвинули гипотезу происхождения x=17

в результате скрещивания двух близких видов с не вполне идентичными кариотипами, у которых 2n=16, последующего удвоения у них хромосомного набора и полисомического умножения одной пары хромосом. Эта гипотеза находит подтверждение в морфологии: бо́льшая часть групп содержит по 4 гомологичные хромосомы, одна пара представлена 6 раз и некоторые группы, неодинаковые у исходных видов, представлены по 2 раза. Для поддержки этой гипотезы также привлекается «16»-хромосомный род *Crataegus* L. (боярышник).

Идею о гибридном происхождении x=17, выдвинутую Саксом, проводили в своих работах многие цитосистематики.

Стеббинс (Stebbins, 1950) впервые указал на слабое место гипотез, создаваемых на основе представлений о вторичных ассоциациях хромосом: эти гипотезы часто расходятся с данными морфологии. Гипотеза происхождения x=17 из числа 7, связывающая *Maloideae* с *Rosoideae*, беспочвенна, так как у *Rosoideae* имеется много морфологических черт и направлений развития, не свойственных *Maloideae*. Более основательна точка зрения Сакса о происхождении x=17 от x=8, свойственного *Prunoideae*. По мнению Стеббинса, *Maloideae* имеют много общих черт с *Prunoideae* (древовидность, форма листьев, тип соцветия, строение чашелистиков и лепестков). Оба подсемейства содержат амигдалин, что несвойственно другим розоцветным. Однако по некоторым морфологическим и анатомическим признакам роды *Maloideae* в большей степени напоминают *Spiraeoideae* (5 плодолистиков, несколько семезачатков). Поэтому, считает Стеббинс, *Maloideae* возникли как амфидиплоиды от скрещивания между примитивными или прародительскими членами триб *Spiraeoideae* и *Prunoideae*.

Свою точку зрения более подробно и в несколько измененном виде Стеббинс изложил позднее в статье, опубликованной в Советском Союзе в «Ботаническом журнале» (Стеббинс, 1957). Он поясняет, что скрещиваться могли роды, которые существовали в меловом периоде и отличались от современных родов, но были более близки друг другу. Такие обладавшие переходными признаками роды, близкие к современному роду *Exochorda*, и могли дать начало представителям подсемейства яблоневых.

Гипотеза Стеббинса о происхождении x=17 в результате гибридизации между примитивными *Spiraeoideae* и *Prunoideae* в дальнейшем была поддержана рядом авторов (Gaejwski, 1957; Davis a. Heywood, 1963; Щербаков, 1965; Навашин и Чуксанова, 1970).

Подробно рассмотрел этот вопрос Гаевский в монографии рода *Geum* L. (Gajewski, 1957). *Prunoideae* и *Spiraeoideae* представляют, по его мнению, 2 примитивных типа *Rosaceae*, связывающие это семейство с *Saxifragaceae* и *Chrysobalanaceae*. *Maloideae* тесно связаны с *Prunoideae* и *Spiraeoideae*, и их основное число могло возникнуть в результате амфиплоидии при скрещивании видов с x=8 и 9, которые являются основными числами у *Prunoideae* и *Spiraeoideae*. Гаевский сделал также интересное наблюдение, касающееся эволюции основных чисел в подсем. *Rosoideae*. Им установлено, что во многих группах *Rosoideae* имеются роды с x=9. Эти роды, как правило, монотипные или с небольшим числом видов; это современные представители предковой группы. Другие роды имеют x=7 и представляют более молодую ветвь в подсем. *Rosoideae*. Некоторые из них сейчас находятся в стадии интенсивного видообразования (*Rosa* L., *Rubus* L., *Potentilla* L.).

Из наблюдений Гаевского можно сделать вывод, что в подсем. *Rosoideae* эволюция хромосомных чисел проходила от основного числа 9 к числу 7, и, таким образом, число 7, от которого производят x=17 Дарлингтон и Моффет, само является вторичным в семействе розоцветных.

Попытаемся дать оценку изложенным выше гипотезам.

Некоторые авторы (Darlington a. Moffet, 1930) выводят x=17 из x=7, тем самым как бы сближая *Maloideae* с *Rosoideae*. Стеббинс указал уже на невозможность сближения этих подсемейств на основе внешней морфологии. К аргументам Стеббинса можно добавить, что принципиальным

различием их являются разные типы гинецеев: синкарпный, сросшийся с гипантием у большинства *Maloideae*, и множественный апокарпный у большинства *Rosoideae*. Н. Н. Каден (1968) предполагает для типов плодов этих групп розоцветных разное происхождение, выводя множественные ациклические многоорешки и многокостянки розовых от ациклической листовки прародительской группы, а циклические плоды всех остальных розоцветных от листовки циклического типа. Общей чертой *Maloideae* и *Rosoideae* является свойственная только этим двум группам тенденция к сохранению и разрастанию гипантия при плодах, но доказано, что гипантий у этих двух групп разный по происхождению: аппендикулярный у яблоневых и рецептакулярный в значительной мере у *Rosoideae*.

Довольно слабы и цитологические доказательства происхождения числа 17 от числа 7. Природа вторичных ассоциаций хромосом в мейозе допускает разное их толкование. И поскольку никто, кроме авторов теории, не наблюдал описанных ими вторичных ассоциаций хромосом даже при подробном изучении редукционного деления у родов яблоневых, как например Сакс (1931, 1932) и Лильефорс (Liljefors, 1955), приходится считать построенную на их основе гипотезу происхождения x=17 от x=7 ошибочной. Нам также не удалось наблюдать такого рода ассоциаций при изучении редукционного деления у видов *Crataegus* L.

Нет достаточных оснований и для того, чтобы сближать *Maloideae* с *Prunoideae* и выводить x=17 от x=8. *Prunoideae* представляют боковую сугубо специализированную линию развития розоцветных с апокарпными гинецеями, отличающуюся четко выраженными у большинства ее представителей признаками: редуцированный мономерный гинецей, верхняя завязь, плод костянка. *Prunoideae* характеризуются также своеобразными чертами анатомического строения плодолистиков, не позволяющими сблизить их с другими подсемействами (Sterling, 1964а, б). Стеббинс (1950, 1957) признавал родство *Maloideae* и *Prunoideae*, поскольку, по его мнению, *Maloideae* напоминают *Prunoideae* по внешнему облику, форме листьев, соцветиям, строению чашелистиков и лепестков. Однако такие признаки, как форма листьев, внешний облик, форма чашелистиков и лепестков, варьируют у разных родов яблоневых, и аналогичные проявления этих признаков можно найти не только у *Prunoideae*, но и среди представителей других подсемейств, и вряд ли следует придавать им серьезное систематическое значение. Косточка *Prunoideae* представляет иную структуру (мезэндокарпий), чем косточка в плоде яблоневых, возникающая за счет склерификации всей ткани плодолистика или его эндокарпия (Каден, 1968). Амигдалин, который присутствует в плодах *Maloideae* и *Prunoideae* и наличие которого приводится как доказательство их родства, встречается у ряда родов в неродственных линиях развития покрытосемянных (Wehmer, 1929, 1931). Он мог появиться конвергентно в обеих группах как эволюционное приспособление в связи со своеобразным строением их невскрывающихся плодов.

Род *Crataegus* L., который привлекается в поддержку этой гипотезы, не может служить ее доказательством, так как определенное для него хромосомное число n=16, является ошибочным. Все виды *Crataegus* имеют основное число хромосом x=17.

Остается искать родственные связи яблоневых среди спирейных. Очень убедительной представляется схема, нарисованная Максимовичем (1879): *Spiraeeae* → *Quillajeae* → *Pomariae*. Среди розоцветных квилейные несомненно являются группой, наиболее близкой к яблоневым. Отмеченное систематиками прошлого века родство квилейных и яблоневых подтвердилось новейшими анатомическими исследованиями (Sterling, 1966в). Некоторые роды трибы *Quillajeae* и близкой к ней трибы *Exochordeae*, такие как *Vauquelinia* Correa ex Humb. et Bonpl. или *Lindleya* H. B. K., в строении цветков и плодов имеют черты, сближающие их с яблоневыми. Плодолистики этих родов срастаются между собой «помоидным» способом и прирастают в нижней части к цветочной трубке. Гипантий сохраняется

при плодах. Типы семезачатков, характерные для родов *Quillajeae*, идентичны типам семезачатков яблоневых. Нетрудно себе представить возникновение плода типа яблоко путем разрастания гипантия у плодов *Quillajeae*. У некоторых других спирейных также намечается срастание плодолистиков между собой.

Отмечено, что в эволюции формирование нижней завязи всегда коррелирует с развитием синкарпии (Кедров, 1969). Апокарпные гинецеи всегда свободны. По-видимому, и у предков яблоневых развитие синкарпии и нижней завязи были взаимосвязаны. Поэтому ближайших родичей яблоневых мы можем искать только среди типов с тенденцией к синкарпности гинецея. Из всех подсемейств розоцветных только спирейные проявляют тенденцию к синкарпии. Очень важно, что все типы плодов спирейных имеют и сохраняющийся гипантий. Поэтому представляется очень вероятным, что *Maloideae* и *Spiraeoideae* имеют наиболее тесные родственные связи, а среди них *Maloideae* и *Quillajeae* обнаруживают наибольшее родство.

Цитологические данные также подтверждают эту гипотезу. По данным Баудена (Bowden, 1945), *Quillaja brasiliensis* (St.-Hil. et Tul.) Mart. обладает числом хромосом 2n=34, и Дарлингтон и Вили (Darlington a. Wylie, 1955) на основании числа хромосом помещают даже этот род среди яблоневых. К сожалению, другие роды квилейных в отношении чисел хромосом не исследованы.

Число 17 возникло, вероятно, при гибридизации двух древних родов с числами хромосом 8 и 9. Возникновение вторичных основных чисел в эволюции покрытосемянных путем аллоплоидии является распространенным явлением и фигурирует во многих филогенетических построениях (Darlington, 1963; Ehrendorfer и др., 1968). В пользу аллоплоидного происхождения числа x=17 у *Rosaceae* в результате гибридизации родов с числами хромосом 8 и 9 говорит и тот факт, что среди современных родов ряда семейств вторичное число 17 встречается довольно часто и также при наличии у других родов этих семейств x=8 и 9 (*Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* и др.).

Изучение анатомического строения плодолистиков розоцветных наряду с данными, подтверждающими родственные связи яблоневых и спирейных, дало и некоторые возражения против их сближения.

Стерлинг (1969), основываясь на том, что у покрытосемянных плодолистики с открытым к моменту опыления швом бесспорно примитивнее плодолистиков с закрытым швом, пришла к выводу, что исходным типом плодолистика яблоневых был тип биовулятный, у спирейных же он мультиовулятный; поэтому эти 2 группы нельзя вывести одну из другой. Нам кажется, однако, что эволюционная значимость закрытия шва плодолистика у *Maloideae* в значительной степени осложняется участием гипантия в формировании цветка яблоневых, прирастанием его к стенкам плодолистиков, и, вероятно, здесь нет прямой зависимости между степенью примитивности таксона и состоянием шва. Именно поэтому этот признак варьирует даже у видов одного рода.

Стерлинг обнаружила также в структуре плодолистиков спирейных черты более высокой, чем у *Maloideae*, организации. Это не является, однако, на наш взгляд, достаточным основанием для отрицания их родственных связей. В ходе разнонаправленной эволюции и спирейные, и квилейные, и яблоневые могли приобрести разные черты прогрессивной организации: спирейные — в строении плодолистика при общей примитивности плода, квилейные — крылатость семян, яблоневые — синкарпию и нижнюю завязь. Собственно, и Стерлинг не отрицает общности их происхождения, только считает их связи гораздо более древними, что признается и большинством современных авторов.

На основе всего вышеизложенного нам представляется возможным сближать яблоневые только с подсемейством спирейных, как это делал Максимович. Подсем. *Maloideae* возникло от общих с *Quillajeae* предков, которые, вероятно, уже имели основное число хромосом 17 аллоплоид-

ного происхождения. Среди розоцветных спирейные и яблоневые несомненно представляют собой одну ветвь эволюции.

Автор выражает глубокую признательность А. И. Поярковой за консультации при выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Великанова Е. В. и Д. Ф. Петров. (1934). Кариология яблони. Тр. селекц.-генет. станц. им. И. В. Мичурина. — Демченко Н. И. (1967). Палинологические данные к систематике и филогении розоцветных. Автореф. канд. диссерт. — Каден Н. Н. (1968). Эволюция плодов розоцветных. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 83, 2 : 127—135. — Кедров Г. Б. (1969). К определению типа гинецея. Вестн. Моск. унив., 6 : 44—47. — Навашин М. С. и Н. А. Чуксанова. (1970). Число хромосом и эволюция. Генетика, 6, 4 : 71—83. — Стеббинс Дж. Л. (1957). О гибридном происхождении покрытосеменных. Бот. журн., 42, 10 : 1503—1506. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Щербаков В. К. (1965). Роль полиплоидии и анеуплоидии в эволюции голосеменных и покрытосеменных. В сб.: Проблемы филогении растений. — Bowden W. M. (1945). A list of chromosome number in higher plants. Amer. Journ. Bot., 32, 4 : 191—201. — Darlington C. D. (1963). Chromosome botany and the origins of cultivated plants. 2-d ed. — Darlington C. D. a. A. A. Moffet (1930). Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. Journ. Genet., 22 : 129—151. — Darlington C. D. a. A. Ph. Wylie. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. 2-d ed. — Davis P. H. a. V. H. Heywood. (1963). Principles of Angiosperms taxonomy. — Ehrendorfer F., F. Krendl, E. Habeler a. W. Sauer. (1968). Chromosome number and evolution in primitive Angiosperms. Taxon, 17 : 337—468. — Focke R. (1894). *Rosaceae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfam., 3, 3. — Gajewski W. (1957). A cytogenetic study of the genus *Geum* L. Monograph. botanicae, 4 : 1—416. — Juel H. O. (1918). Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematyk der Rosaceen. Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 58, 5 : 1—82. — Kobel F. (1927). Zytologischen Untersuchungen on Prunoideen und Pomoideen. Archiv Julius Klaus-Stiftung, Zürich, 3, 1 : 1—84. — Liljefors A. (1955). Cytological studies in *Sorbus*. Acta Horti Berg., 17 : 47—113. — Longley A. E. (1924). Cytological studies in the genus *Crataegus*. Amer. Journ. Bot., 11 : 275—317. — Maximowicz C. I. (1879). Adnotationes de Spiraeaceis. Acta horti Petrop., 6 : 105—261. — Moffet A. A. (1931a). A prelimanary account of chromosome behaviour in the *Pomoideae*. Journ. Pomol. a. Hort. Sci., 9, 2. — Moffet A. A. (1931б). The chromosome constitution of the *Pomoideae*. Proc. Roy. Soc. B., 108 : 423—426. — Nebel B. (1929). Zur cytology von *Malus* und *Vitis*. Gartenbauwissenschaft, 1 : 549—592. — Reitsma Tj. (1966). Pollen morphology of some european *Rosaceae*. Acta Horti Neerland., 15 : 290—307. — Sax K. (1931). The origin and relationships of the *Pomoideae*. Journ. Arn. Arbor., 12 : 3—22. — Sax K. (1932). Chromosome relationships in the *Pomoideae*. Journ. Arn. Arbor., 13 : 363—384. — Sax K. (1933). The origin of the *Pomoideae*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 30 : 147—150. — Stebbins G. L. (1950). Variation and evolution in plants. — Sterling C. (1963). The affinities ot *Prinsepia* (*Rosaceae*). Amer. Journ. Bot., 50, 7 : 693—699. — Sterling C. (1964a). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. I. *Prunoideae*: *Prunus*. Amer. Journ. Bot., 51, 1 : 36—44. — Sterling C. (1964б). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. II. *Prunoideae*: *Maddenia*, *Pygeum*, *Osmaronia*. Amer. Journ. Bot., 51, 4 : 354—360. — Sterling C. (1964в). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. III. *Pomoideae*: *Crataegus*, *Hesperomeles*, *Mespilus*, *Osteomeles*. Amer. Journ. Bot., 51, 7 : 705—713. — Sterling C. (1965a). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. IV. *Pomoideae*: *Chamaemeles*, *Cotoneaster*, *Dichotomanthes*, *Pyracantha*. Amer. Journ. Bot., 52, 1 : 47—54. — Sterling C. (1965б). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. V. *Pomoideae*: *Amelanchier*, *Aronia*, *Malacomeles*, *Malus*, *Peraphyllum*, *Pyrus*, *Sorbus*. Amer. Journ. Bot., 52, 4 : 418—426. — Sterling C. (1965в). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. VI. *Pomoideae*: *Eriobotrya*, *Heteromeles*, *Photinia*, *Pourthiaea*, *Raphiolepis*, *Stranvaesia*. Amer. Journ. Bot., 52, 9 : 938—945. — Sterling C. (1966a). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. VII. *Pomoideae*: *Chaenomeles*, *Cydonia*, *Docynia*. Amer. Journ. Bot., 53, 3 : 225—231. — Sterling C. (1966б). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. VIII. *Spiraeoideae*: *Holodisceae*, *Neillieae*, *Spiraeeae*, *Ulmarieae*. Amer. Journ. Bot., 53, 6 : 521—530. — Sterling C. (1966в). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. IX. *Spiraeoideae*: *Quillajeae*, *Sorbarieae*. Amer. Journ. Bot., 53, 10 : 951—960. — Sterling C. (1969). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. X. Evaluation and summary. Osterr. Bot. Zeitschr., 116, 1 : 46—54. — Wehmer C. (1929, 1931). Die Pflanzenstoffe. 1 и 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

SUMMARY

The problem of affinities of *Maloideae* is beeng discussed for a long time in botanical literature. On the basis of morphological, anatomical and karyological data different authors supposed *Maloideae* to be close to *Prunoideae*, *Spiraeoideae* and *Rosoideae*. It is shown that the *Prunoideae* could not be the ancestors of *Maloideae* being a specialized, collateral line of evolution of *Rosaceae* with apocarpous gynaecium. Neither can this role be attributed to *Rosoideae*, most of them being characterized by multiple and apocarpous gynaecium. As the origin of epiginy is connected with syncarpous gynaeciums, it is quite possible to consider that *Maloideae* are related with *Spiraeoideae* only, among the latter *Quillajeae* being most closely associated with *Maloideae*. Probably, *Quillajeae* and *Maloideae* have arisen from the same ancestors, which already had basic chromosome number 17 of alloploidal origin.

УДК 576.312.32/.38 : 582.001.4 : 58 : 551.432 (—18) (5)

Б. А. Юрцев и П. Г. Жукова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭНДЕМИЧНЫХ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

С 3 рисунками

B. A. YURTSEV AND P. G. ZHUKOVA. CYTOTAXONOMICAL CHARACTERISTICS OF ENDEMIC PLANTS OF MOUNTAINOUS NORTH-EAST OF ASIA

Приводятся данные по хромосомным числам 35 видов растений, из них 21 вид эндемичен для разных частей Северо-Восточной Азии (см. таблицу). Для 27 видов числа хромосом публикуются впервые. Среди эндемичных видов половина имеет диплоидный набор хромосом, большинство же остальных — палеополиплоиды (*Claytoniella vassilievii* и др.) или мезополиплоиды (Favarger, 1961); у двух таксонов обнаружены хромосомные расы, морфологически не обособленные.

Таксономический ранг части эндемиков выше видового (таковы монотипные роды *Gorodkovia* и *Ermania* s. s., эндемичные соответственно для западной и восточной частей горного Северо-Востока и вместе образующие обособленную группу в семействе крестоцветных; ряд *Androsace gorodkovii* — *A. semiperennis*: группа видов *Oxytropis incana* — *O. scheludjakoviae* и т. д.). Большинство эндемиков Северо-Восточной Азии имеет более или менее близких сородичей в других горных странах Голарктики (юг Северной Азии, запад Северной Америки и др.). Западный и восточный секторы горного Северо-Востока, а в их пределах — северные и южные нагорья существенно различаются набором эндемичных видов; между эндемиками отдельных частей горной страны наблюдаются родственные отношения.

Одной из привлекательных флористических особенностей Верхояно-Колымской горной страны и всего горного Северо-Востока Азии является наличие целого ряда эндемичных таксонов (видового и более высокого ранга), многие из которых могли бы служить эмблемой ее древней высокогорной флоры. Выяснение родственных связей и происхождения этих видов дало бы в наши руки нить к расшифровке истории высокогорных флор и ландшафтов горного Северо-Востока Азии.

Ниже излагаются первые результаты предпринятого авторами кариосистематического изучения эндемичных видов указанной территории. Таксономическая часть исследования выполнена Б. А. Юрцевым, цитологическая — П. Г. Жуковой. Материалом для исследования служили растущие кончики корней, зафиксированные в полевых условиях; кроме того, фиксировались корешки, полученные при проращивании семян. Методика фиксаций и окрашивания препаратов освещалась в предыдущих публикациях (Жукова, 1966, 1967 и др.). Числа хромосом подсчитывались на постоянных микротомных препаратах. Основные данные по числам сведены в таблице; на рис. 1 изображены метафазные пластинки многих изученных видов.

Существенную помощь авторам в настоящем исследовании оказали сотрудники Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР, участники многочисленных экспедиций на Северо-Восток Азии, В. В. Петровский и А. А. Коробков (фиксации в природе); А. А. Коробковым сделаны анатомические срезы листьев злаков и выполнен рисунок 3. Ценные образцы семян растений более южных территорий были собраны

и переданы авторам С. С. Иконниковым и М. И. Максимовой. Всем, кто помогал им в работе, авторы выражают свою глубокую признательность.

Переходим к рассмотрению и обсуждению полученных данных.

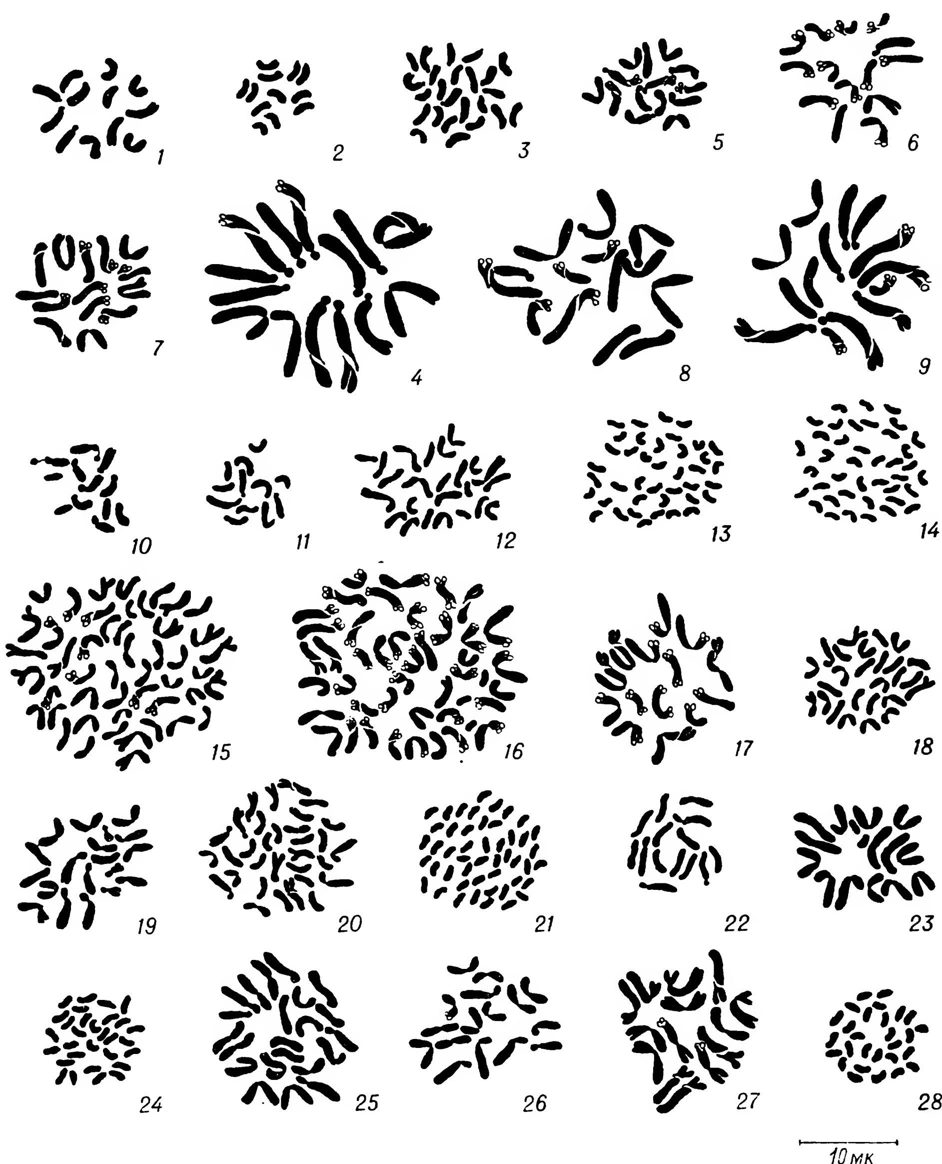


Рис. 1. Метафазные пластинки.

1 — *Gorodkovia jacutica*, 2n = 12; *2* — *Ermania parryoides*, 2n = 12; *3* — *Ermania parryoides*, 2n = 24; *4* — *Ermania flabellatta*, 2n = 14; *5* — *Parrya nudicaulis*, 2n = 14; *6* — *Parrya eriocalyx*, 2n = 14; *7* — *Parrya schugnana*, 2n = 14; *8* — *Christolea crassifolia*, 2n = 14; *9* — *Christolea pamirica*, 2n = 14; *10* — *Smelowskia alba*, 2n = 12; *11* — *Smelowskia calycina*, 2n = 12; *12* — *Smelowskia porsildii*, 2n = 24; *13* — *Androsace gorodkovii*, 2n = 40; *14* — *Androsace semiperennis*, 2n = 40; *15* — *Senecio jacuticus*, 2n = 48; *16* — *Poa lanatiflora*, 2n=42+3B; *17* — *Helictotrichon krylovii*, 2n = 14; *18* — *Stellaria jacutica*, 2n = 26; *19* — *Oxytropis incana*, 2n = 16+3B; *20* — *Oxytropis scheludjakoviae*, 2n = 32; *21* — *Cardamine conferta*, 2n=48; *22* — *Arabis turczaninovii*, 2n = 14; *23* — *Poa kolymensis*, 2n = 14+2B; *24* — *Cardamine pedata*, 2n = 30; *25* — *Arenaria tschuktschorum*, 2n = 22; *26* — *Oxytropis semiglobosa*, 2n = 16; *27* — *Festuca brevissima*, 2n = 14; *28* — *Cardamine victoris*, 2n = 28.

1. ***Gorodkovia jacutica*** **Botsch. et Karav.** и ***Ermania parryoides*** **Cham. ex Botsch.** *Gorodkovia* — эндемичный монотипный род западной и южной частей Верхояно-Колымской горной страны (рис. 2), один из немногих эндемичных родов Восточной Сибири.[1] *G. jacutica* обитает

[1] Монотипные роды из семейства крестоцветных — *Borodinia*, *Redowskia*, *Gorodkovia*.

Числа хромосом у исследованных видов

Вид, номер образца	2n	Место и дата сбора, коллектор
**Gorodkovia jacutica* Botsch. et Karav., 65—442 [1]	12	Колымское нагорье, Карамкенский перевал, 9 IX 1965, П. Ж.[2]
Ermania parryoides Cham. ex Botsch. diploida, C—63—46	12	Вост. Чукотка, пос. Лорино, 1963, В. Гаврилюк.
tetraploida, E—66—5	24	Центр. Чукотка, р. Кувет, 28 VII 1966, Б. Ю.
» E—67—2	24	Вост. Чукотка, хр. Искатень, 32 км, 2 VIII 1967, Б. Ю.
» E—68—1	24	Зап. Чукотка, р. Комариная, 24 VII 1967, В. П.
» C—67—591	24	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот, 14 VIII 1967, Б. Ю.
**E. flabellata* (Rgl.) O. E. Schulz, C—65—456	14	Памир, Чечекты, 1965, С. Иконников.
Parrya nudicaulis (L.) Rgl. diploida	14	10 определений (см. Жукова, 1965, и Жукова и Петровский, 1971).
tetraploida	28	11 определений (см. Жукова, 1965, и Жукова и Петровский, 1971).
**P. eriocalyx* Rgl. et Schmalh., C—65—455	14	Памир, оз. Каракуль, 1965, С. Иконников.
**P. schugnana* Lipsch., C—64—457	14	Бадахшан, р. Тогуз-Булак, 1967, С. Иконников.
**Christolea crassifolia* Cambess., C—66—454	14	Памир, Чечекты, 1966, С. Иконников.
**Ch. pamirica* Korsh., C—66—453	14	Памир, Чечекты, 1966, С. Иконников.
**Smelowskia alba* (Pall.) Rgl., C—59—594	12	Сев. Якутия, Саккырырский р-н, ур. Улахан-Алын, 19 VII 1959, Б. Ю.
S. calycina (Steph.) C. A. Mey., C—66—695	12	Памир, Чечекты, 1966, С. Иконников.
**S. porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz., C—67—625	24	Вост. Чукотка, р. Амгуэма, 176 км трассы, 17 VIII 1967, Б. Ю.
C—68—704	24	Зап. Чукотка, оз. Эльгыгытгын, 26 VII 1968, Б. Ю.
**Androsace gorodkovii* Ovcz. et Karav., C—65—269	40	Аркт. Якутия, пос. Няйба, VIII 1960, Б. Ю.
**A. semiperennis* Jurtz., C—67—585	40	Вост. Чукотка, р. Амгуэма, 111 км трассы, VIII 1967, Б. Ю.
Senecio jacuticus Schischk., 68—62k	48	Зап. Чукотка, оз. Эльгыгытгын, 24 VII 1968, А. К.
68—60	48	Зап. Чукотка, оз. Эльгыгытгын, 30 VIII 1968, В. П.
**Poa lanatiflora* Roshev., 70—50k	42+3B	Аркт. Якутия, бухта Тикси, 17 VIII 1970, А. К.
Helictotrichon krylovii (N. Pavl.) Henrard, 68—2k	14	Зап. Чукотка, зап. берег Чаунской губы, р. Пинейвеем, 1 VII 1968, А. К.
**Stellaria jacutica* Schischk., C—67—746	26	Сев. Якутия, р. Мома, г. Тица, 28 VII 1967, А. Хохряков.
**Oxytropis incana* Jurtz., C—59—286	16+3B	Сев. Якутия, р. Саккырыр, 24 VIII 1959, Б. Ю.

[1] Знаком * отмечены виды, для которых данные по числу хромосом публикуются впервые.

[2] Часто повторяющиеся фамилии коллекторов приведены сокращенно: П. Ж. — П. Жукова, Б. Ю. — Б. Юрцев, В. П. — В. Петровский, А. К. — А. Коробков.

Вид, номер образца	2n	Место и дата сбора, коллектор
**O.* *scheludjakoviae* Karav. et Jurtz. tetraploida 60—287	32	Сев. Якутия, р. Эльга, 1960, М. Караваев.
» Я—13—432	32	Центр. Якутия, пос. Чичимях, 21 VIII 1965, В. Шелудякова.
hexaploida 55—3—285	48	Сев. Якутия, р. Тихон-Юрях, 28 VII 1961, С. Скрябин.
**O. candicans* (Pall.) DC., Я—3—434	16	Центр. Якутия, пос. Намцы, 15 VIII 1961, Рыкова.
**O. sylvatica* (Pall.) DC., M—10—462	16	Забайкалье, басс. р. Селенги, дер. Поворот, 21 IX 1965, М. Максимова.
**O. oxyphylla* (Pall.) DC., D—4—421	32	МНР, Зосын-Цыган-Толгай, 18 VIII 1956, Дашням.
D—2—422	32	МНР, оз. Харанур, 3 VIII 1954, Дашням.
**O. selengensis* Bge. s. l., M—4—460	32	Забайкалье, басс. р. Селенги, 21 IX 1961, М. Максимова.
**O. turczaninovii* Fisch. ex Jurtz., M—3—464	32	Там же, 21 IX 1961, М. Максимова.
M—6—461	32	То же.
**Cardamine conferta* Jurtz., M—19—561	48	Колымское нагорье, Утинский перевал, 4 IX 1967, Б. Ю.
66—205k	48	То же, А. К.
**Arabis turczaninovii* Ledeb., 66—516	14	Колымское нагорье, Утинский перевал, 9 X 1966, Н. Белый.
**Poa kolymensis* Tzvel., 65—456	14+ +2B	Колымское нагорье, Яблоневый перевал, 10 IX 1965, Б. Ю.
**Cardamine pedata* Rgl. et Til., 65—448	30	Колымское нагорье, Карамкенский перевал, 9 IX 1965, П. Ж.
Arenaria tschuktschorum Rgl., C—64—226	22	Зап. Чукотка, пос. Красноармейский, 21 VIII 1964, Б. Ю.
65—352	22	Центр. Чукотка, р. Куэквунь, 19 VIII 1965, П. Ж.
**Oxytropis semiglobosa* Jurtz., cr—66—447	16	Вост. Чукотка, р. Кувет, VII 1966, Б. Ю.
**Festuca brevissima* Jurtz., 65—275	14	О. Врангеля, бухта Сомнительная, 5 VIII 1965, П. Ж.
66—137	14	Центр. Чукотка, р. Сев. Умкрыннэт, 6 VII 1966, П. Ж.
67—114k	14	Зап. Чукотка, р. Ергувеем, 11 VII 1967, А. К.
67—79	14	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот, 29 VI 1967, В. П.
67—81	14	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот, 1 VIII 1967, В. П.
67—161k	14	Вост. Чукотка, хр. Искатень, 32 км трассы, 30 VII 1967, А. К.
68—61k	14	Зап. Чукотка, оз. Эльгыгытгын, 20 VII 1968, А. К.
70—28	14	О. Врангеля, бухта Роджерс, 28 VI 1970, П. Ж.
Claytoniella vassilievii (Kuzen.) Jurtz. tetraploida C—70—1043	40	Колымское нагорье, Ольское плато, 5 IX 1970, Б. Ю.
hexaploida 69—31	60	О. Врангеля, бухта Сомнительная, 8 VIII 1969, В. П.
**Cardamine victoris* N. Busch, 70—60 Pl.	28	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран, 1 VII 1970, Т. Плиева.
7024k	28	Вост. Чукотка, там же, 1 VII 1970, А. К.
70—102y	28	Вост. Чукотка, оз. Коолень, 9 VII 1970, Б. Ю., Ю. Кожевников.
**C. sphenophylla* Jurtz., 70—190y	28	Вост. Чукотка, бухта Пенкигней, 23 VII 1970, Б. Ю., Ю. Кожевников.

в подгольцовом и гольцовом поясах субарктических горных хребтов, проникая в тундровую зону лишь в арктическом Верхоянье. Основными местообитаниями его являются щебнистые и мелкокаменистые крутые склоны разных экспозиций, реже — щебнистые вершины и гребни гор, сухие приречные галечники, как правило, сложенные некарбонатными, кислыми горными породами (глинистые сланцы, песчаники, липариты и др.).

Наибольший интерес для выяснения родства *Gorodkovia* представляет род *Ermania* и особенно тип этого рода, *E. parryoides* Cham. ex Botsch. Этот вид, описанный с Шивелукского вулкана Камчатки, распространен в восточной части Верхояно-Колымской горной страны (Колымское,

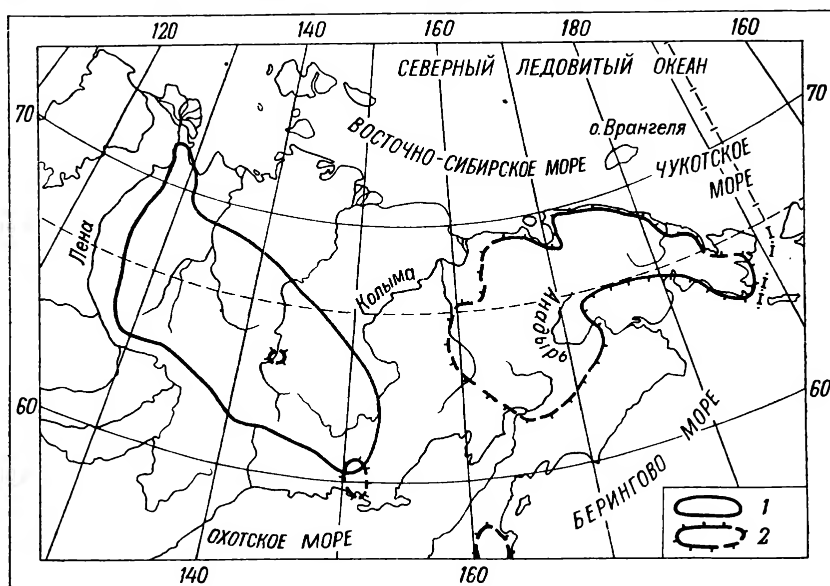


Рис. 2. Карта распространения *Gorodkovia jacutica* (*1*) и *Ermania parryoides* (*2*). Не показано распространение *E. parryoides* на востоке южной половины Камчатского полуострова.

Анюйское, Анадырское и Чукотское нагорья; изолированно найден в хр. Черского близ пос. Усть-Нера), кроме того, на горных поднятиях в пределах Анадырско-Пенжинской депрессии, на Корякском нагорье и в горах Камчатского полуострова (рис. 2). Прежние указания на произрастание вида на Аляске оказались относящимися к *Smelowskia borealis* (Greene) Drury et Rollins (Hultén, 1967). Ареал *E. parryoides* в основном приурочен к поясу позднемезозойского и кайнозойского вулканизма, составляющему восточное обрамление Северо-Восточной Азии.

Как и *G. jacutica*, *E. parryoides* обычно селится на незакрепленных щебнистых субстратах, иногда переходя и на галечники горных рек; обнаруживает приуроченность к некарбонатным породам — от глинистых сланцев до липаритов и даже гранитов. На щебнистых осыпях встречается и в подгольцовом поясе (Колымское нагорье); в горах Западной Чукотки поднимается до 1200 м над ур. м.

Сходство *G. jacutica* и *E. parryoides* особенно резко проявляется в признаках цветков и плодов. В частности, отличия в расположении семян — двурядном у *Gorodkovia* и однорядном у *Ermania*, указанные В. П. Бочанцевым и М. Н. Караваевым (1959), — при изучении массового материала оказались непостоянными; у обоих видов случаи двурядного, полудвурядного и однорядного расположения семян могут быть встречены у одной особи и даже в одном стручке, хотя у *Ermania* семена значительно чаще, чем у *Gorodkovia*, бывают расположены однорядно. Наиболее существенные отличия между сравниваемыми видами заключаются в характере листьев, у *G. jacutica* — перистых (иногда с лопастными долями), на длин-

ных черешках, у *E. parryoides* — цельных, трехлопастных или трехзубчатых в верхней части (реже — пятилопастных), клиновидных, черешковидно суженных. Кроме того, у *Gorodkovia* листья, стебли и черешки несут рыхлое опушение из простых волосков с примесью вильчатых, у *E. parryoides* — густо покрыты звездчатыми и ветвистыми волосками с примесью вильчатых и простых.

К роду *Ermania* принято относить еще 10 видов высокогорных растений Тянь-Шаня, Памира и Памиро-Алая, Тибета, Гималаев (Бочанцев, 1955, 1956). Предпринятое нами сравнительное изучение северного — типического вида и остальных видов, обитающих в Центральной и Средней Азии на больших высотах, показало, что южные виды представляют достаточно компактную группу, но все они четко отличаются от типического вида комплексом признаков и прежде всего характером плодов. У *E. parryoides* плоды совершенно голые, блестящие, в незрелом состоянии фиолетово-красные, кверху расширенные, наверху часто закругленные, внезапно переходящие в короткий и тонкий столбик с выпукло-дисковидным рыльцем (напоминающим рыльца видов *Smelowskia*); они едва отличимы от плодов *Gorodkovia*. Напротив, у южных видов, относимых к роду *Ermania*, стручки линейно-ланцетные или линейные, нередко зеленые, почти у всех видов густо опушенные, постепенно сужающиеся от основания кверху и здесь незаметно переходящие в короткий толстый столбик, иногда почти не выраженный; рыльце вдавленно-лопастное, у обоих концов бороздки иногда налегающее на стенки завязи (типичное для *Parrya* и близких родов). Лепестки у *E. parryoides* белые, часто с розовым ноготком, у остальных видов фиолетовые, розовые или голубые. У *E. parryoides* цветоносы приближаются к типу стрелки, хотя прицветники нижних цветков обычно листовидные; соцветие — верхушечная кисть. У южных видов соцветие нередко разветвлено у основания, цветоносы ниже соцветия густо олиственные, как и вегетативные побеги, и т. д.

Нами установлено, что *Ermania parryoides*, как и *Gorodkovia*, а также виды рода *Smelowskia* (см. таблицу; литературные данные: Drury a. Rollins, 1952) [1] имеют основное число хромосом $x=6$, тогда как у изученного нами южного вида *Ermania* — *E. flabellata* (Rgl.) O. E. Schulz основное число $x=7$, чем он приближается к *Parrya* (из трибы *Arabideae*) и *Christolea* (из трибы *Sysimbriae*) (см. таблицу). *Gorodkovia jacutica* — диплоид, с $2n=12$; у *E. parryoides* обнаружены как диплоидная хромосомная раса, с $2n=12$ (с. Лорино близ Берингова пролива), так и тетраплоидная, с $2n=24$ (серия определений из материковых районов Чукотки). Пока нам не удалось установить корреляции между кратностью основного набора хромосом у *E. parryoides* и макроморфологическими признаками. Достойно внимания, что камчатская популяция *Ermania* отличается от популяций из более континентальных районов пальчато-лопастными листьями с закругленными долями и большей мощностью растений; однако число хромосом ее пока не определено. У *Gorodkovia jacutica* хромосомы значительно крупнее, чем у *Ermania parryoides* (см. рис. 1).

По положению корешка зародыша *Ermania* и *Gorodkovia*, как и *Parrya*, относят к трибе *Arabideae* (зародыш краекорешковый), *Smelowskia* и *Christolea* — к трибе *Sisymbriae* (зародыш спиннокорешковый; Schulz, 1936; Бочанцев, 1955, 1956). Приведенные выше данные говорят о том, что все южные виды, относимые к р. *Ermania*, весьма обособлены от типического вида (*E. parryoides*) и едва ли находятся в прямом родстве с ним.[2] По-видимому, их следует выделить в самостоятельный род;

---

[1] *Smelowskia borealis* с Аляски и *S. calycina* var. *americana* Hook. из Скалистых гор имеют $2n=12$ (Drury a. Rollins, 1952).

[2] Отличия *Ermania parryoides* от южных видов хорошо видны из рис. 335, приведенного в монографии Шульца (Schulz, 1936). Здесь изображены *E. parryoides* и *E. himalayensis* (Camb.) O. E. Schulz. К уже отмеченным выше отличиям можно добавить отличие в форме клеток перегородки стручка: у *E. parryoides* — более или менее округлых, у *E. himalayensis* — длинных, вытянутых поперек оси стручка.

однако для этого необходимы дополнительные исследования южных таксонов.

Место южных *«Ermania»* в трибе *Arabideae* — рядом с *Parrya* — не вызывает сомнений.

Таким образом, род *Ermania* s. s. — монотипный (в крайнем случае, битипный, если иметь в виду существование диплоидной и тетраплоидной хромосомных рас); род *Gorodkovia* — ближайший к нему и мог бы даже рассматриваться в качестве подрода *Ermania*, если бы не дробное понимание родов, принятое в систематике крестоцветных. В совокупности оба эти рода образуют эндемичную для горного Северо-Востока Азии группу, стоящую особняком в системе семейства; обращают на себя внимание признаки родства их с родом *Smelowskia* из трибы *Sisymbriae*, от которого, однако, эти роды отличаются краекорешковым зародышем и другими признаками.

2. ***Androsace gorodkovii*** **Ovcz. et Karav.** и ***A. semiperennis*** **Jurtz.** До недавнего времени *A. gorodkovii* считалась высокогорным эндемиком Верхоянского хребта (Юрцев, 1968); в 1971 г. найдена Б. А. Юрцевым в Колымском нагорье на Ольском базальтовом плато (водораздел верховий Колымы и Охотского моря). Повсеместно растение встречается на щебнистых вершинах и гребнях гор, зарастающих щебнистых осыпях. В сходных условиях произрастает его близкий сородич *A. semiperennis*, обнаруженная недавно (Юрцев, 1970б) в двух пунктах на правобережье р. Амгуэмы, в ее среднем течении (западная окраина Берингийской Чукотки). Оба растения — многолетники, образующие небольшие дерновинки; венчики бледно-желтые. Отличия обоих таксонов — не резкие, и не исключено, что в будущем будут найдены переходные формы на промежуточной территории, что заставило бы понизить ранг второго таксона до подвидового. Было установлено, что оба многолетних вида принадлежат к секции *Andraspis* C. Koch, состоящей преимущественно из одно-двулетников и, очевидно, происходят от горностепного растения юга Восточной Сибири — *A. lactiflora* Pall. *A. lactiflora*, как и близкий к нему вид *A. septentrionalis* L., — диплоиды, с 2n=20, *A. gorodkovii* и *A. semiperennis* — тетраплоиды, с 2n=40, как и третий (арктический) многолетний вид из той же секции — *A. triflora* Adams, более близкий к *A. septentrionalis*. В данном случае полиплоидия способствовала вторичному переходу от одно-двулетности к многолетности и, в силу действия генетических барьеров, привела к значительной морфологической обособленности тетраплоидных форм (Юрцев и Жукова, 1968).

3. ***Senecio jacuticus*** **Schischk.** Этот замечательный вид крестовника с округлыми беловойлочными листьями и беловойлочными стеблями считался эндемиком Якутии (Верхоянский хребет, хр. Черского; Становой хребет, откуда и описан), пока не оказался довольно обычным в северном Забайкалье (на Становом нагорье) и не был найден в континентальной части Колымского нагорья, а также, после огромного перерыва, на Западной Чукотке (в районе стыка Анюйского и Анадырского нагорий). Повсеместно предпочитает кислые (осадочные или магматические) породы, растет на осыпях, щебнистых вершинах, реже на сухих галечниках горных рек; в лесной зоне — строго высокогорное растение. Вследствие своей морфологической обособленности относительно других видов секции *Tephroseris* (Reichb.) DC. выделен в монотипный ряд *Jacutici* Schischk.; при этом Б. К. Шишкиным не было отмечено еще одно существенное отличие вида от всех северных крестовников: моноподиальный тип нарастания розеточных побегов (все цветоносы боковые). Кроме розеточных побегов, растение образует подземные столоновидные длинные тонкие корневища, растущие среди щебня.

Согласно данным А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1960), для растений из окрестностей бухты Тикси и нашим данным для чукотской популяции, *S. jacuticus* — гексаплоид, с 2n=48. То же число хромосом имеют многие другие виды из секции *Tephroseris*, обитающие на Северо-Востоке Азии: *S. atripurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch., *S. frigidus* (Richards.)

Less., *S. kjellmanii* A. E. Pors., *Senecio* sp. (ex aff. *S. campestris* s. l.); растения с меньшей кратностью основного набора хромосом здесь пока не встречены.

4. ***Poa lanatiflora* Roshev.** (*Colpodium lanatiflorum* (Roshev.) Tzvel., *Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvel.). Встречается в хр. Черского и Верхоянском хребте вплоть до его арктической оконечности, откуда проник в прилегающую часть кряжа Чекановского. Растет на галечниках горных рек и на щебнистых горных склонах — как в открытых группировках, так и на сухих луговинах. В лесной зоне — высокогорное растение.

По данным Н. Н. Цвелева (Цвелев, 1964; Цвелев и Болховских, 1965), *P. lanatiflora* принадлежит к довольно примитивной группе, состоящей из высокогорных видов, систематическое положение которой не вполне ясно. Часть видов ранее относили к роду *Colpodium* s. l., однако несомненно их общее родство с древним родом *Poa* и, возможно, с родом *Arctophila.* Цвелевым предложена трактовка этой группы в качестве самостоятельного рода *Hyalopoa* Tzvel., состоящего из четырех азиатских видов: двух западнокавказских (*H. pontica* (Bal.) Tzvel. и *H. lakium* (Woron.) Tzvel.), гималайского (*H. nutans* (Griseb.) Tzvel.) и нашего — североякутского. Недавно был найден и описан под названием *Colpodium ivanoviae* Malysch. и пятый вид — из гор Северного Забайкалья (хр. Южно-Муйский, хр. Кодар); его находка несколько сокращает дизъюнкцию между Верхоянским хребтом и Гималаями.

По нашим данным, *P. lanatiflora* — гексаплоид, с $2n=42+3B$. Для *Colpodium ponticum* (Bal.) Woron. приводится $2n=28$ (Хромосомные числа цветковых растений, 1969).

5. ***Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard.** Этому замечательному степному растению, эндемичному для ультраконтинентальных таежных районов Центральной и Северо-Восточной Якутии, специально посвящена статья М. Н. Караваева (1958). Основная область его распространения — горные степи лесного пояса бассейнов Яны и Индигирки, где вид является одним из главнейших эдификаторов степных сообществ; второй фрагмент ареала приурочен к степным южным склонам древнеаллювиальной равнины Центральной Якутии (район Якутска, район низовий Вилюя). Третий очаг обнаружен на Западной Чукотке, где вид найден в двух пунктах в пределах тундровой части Анюйского нагорья и его северо-восточных отрогов, в обоих случаях — в качестве эдификатора реликтовых степных сообществ южных склонов, вместе с другими степными реликтами (в том числе *Carex duriuscula* C. A. Mey.). Караваев сближает *H. krylovii* с горностепным растением юга Восточной Сибири и Северной Монголии — *H. mongolicum* (Roshev.) Henrard; однако исследования Голуба (Holub, 1958) и Цвелева (1968) показали, что северный вид относится не к группе нагорно-азиатских видов, примыкающих к *H. mongolicum* и выделяемых Голубом в особый подрод *Archavenastrum* (Vierh.) Holub, а к подроду (секции) *Helictotrichon*, большинство видов которого сосредоточены в горах Средиземноморья. Оба подрода отличаются, в частности, строением листовой пластинки (вегетативного побега), у *Archavenastrum* — со склеренхимным тяжем над срединным сосудистым пучком, но без сплошного кольца субэпидермальной склеренхимы, у *Helictotrichon* s. s. — без срединного пучка, но со сплошным кольцом субэпидермальной механической ткани (рис. 3, *1*). *H. krylovii* примыкает к евразиатскому степному виду *H. desertorum* (Less.) Nevski, но не к типической — равнинной — его расе, а к горной, описанной недавно как особый вид (*H. altaicum* Tzvel.) и распространенной в горах юга Сибири (Алтай, Саяны), Северной Монголии и запада Средней Азии; для нее, как и для *H. krylovii*, характерны короткие язычки стеблевых листьев. Длинным опушением листьев и влагалищ *H. krylovii* резко отличается от других видов секции.

Поскольку у ряда степных эндемиков Северо-Восточной Якутии (*Agropyron karawaewii* P. Smirn., *Oxytropis scheludjakoviae* Karav. et

Jurtz.) имеются близкие замещающие виды в засушливых районах Северной Америки, было интересно выяснить, не представлен ли там и цикл *H. desertorum* s. l. Подозрение, в частности, вызывал (на основании литературных данных) *H. mortonianum* (Scribn.) Henrard из высокогорий Колорадо; материал по этому виду в гербариях СССР отсутствовал. После изучения прекрасной серии образцов этого вида из Передового хребта Скалистых гор, любезно собранной и присланной в дар Ботаническому институту АН СССР куратором Гербария университета штата Колорадо проф. А. Вебером, Н. Н. Цвелев (личное сообщение) пришел к выводу, что *H. mortonianum* близок не к *H. desertorum* s. l., а к *H. mongolicum* из нагорно-азиатского подрода *Archavenastrum*; о принадлежности его к этой группе свидетельствует приводимый здесь схематический рисунок

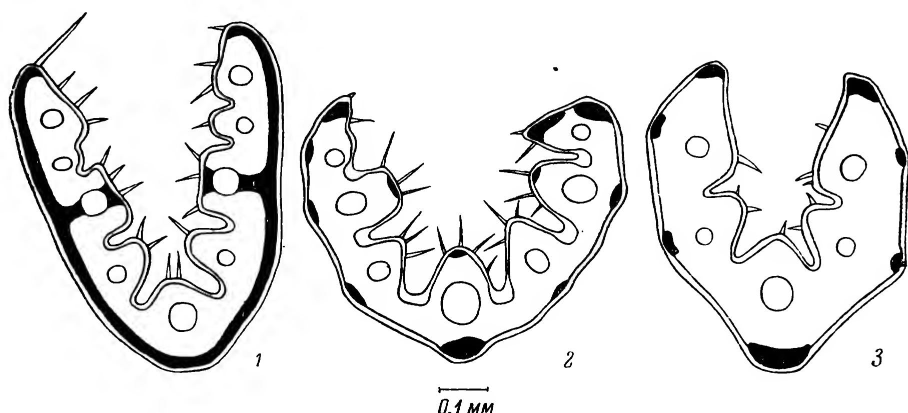


Рис. 3. Поперечные срезы пластинок листьев вегетативных побегов.

1 — *Helictotrichon krylovii* (верховья р. Пинейвеем, Зап. Чукотка); 2 — *H. mortonianum* (Передовой хребет, шт. Колорадо, США); 3 — *Festuca brevissima* Jurtz. (типовой образец, оз. Эльгыгытгын, Зап. Чукотка).

среза листовой пластинки (рис. 3, *2*). Аналогичная дизъюнкция наблюдается и в случае *Stipa* (*Ptilagrostis*) *porterii* Rydb. из высокогорий Колорадо и очень близкого к нему азиатского вида *S. mongolica* Turcz.; по мнению Цвелева, *S. porterii* едва отличим от восточной расы *S. mongolica* s. l., описанной как *S. alpina* F. Schmidt из Дуссэ-Алиня.

Подсчет числа хромосом на материале, собранном на Западной Чукотке, показал, что *H. krylovii* — диплоид, с 2n=14.

6. ***Stellaria jacutica*** **Schischk.** Один из своеобразных эндемиков Северо-Восточной Якутии. Петрофильно-степной вид, поднимающийся по сухим щебнистым склонам в гольцовый пояс и распространившийся на север вплоть до арктической оконечности Верхоянского хребта (очевидно, в период, когда полярная береговая линия в Восточной Сибири проходила намного севернее современной). Близок к растению щебнистых степей юга Сибири — *S. dichotoma* L. Подсчет числа хромосом у растений с р. Момы, выращенных из семян, показал, что *S. jacutica* — диплоид, с 2n=26.

7. ***Oxytropis scheludjakoviae*** **Karav. et Jurtz.** и ***O. incana*** **Jurtz.** Как и *Helictotrichon krylovii*, эти виды остролодочника — степные эндемики Северо-Восточной Якутии: *O. incana* распространена в бассейне Яны, *O. scheludjakoviae* — в бассейне Индигирки (близкая, но не вполне типичная форма найдена в Центральной Якутии — в бассейне р. Амги). Принадлежат к преимущественно центральноазиатской секции *Baicalia* Bge., в которой образуют особую подсекцию *Inaequiseptatae* Jurtz., вместе с американским бореально-степным видом *O. splendens* Dougl., двумя чукотскими тундровыми видами (*O. sverdrupii* Lynge с о. Айон и близкое к нему растение с о. Врангеля), камчатским *O. protopopovii* Kom. (известен лишь из классического местонахождения) и восточноканадским

тундровым видом *O. bellii* (Brit.) Palib. Эта группа примыкает к циклу *O. oxyphylla* s. l. из Байкальской Сибири, Северной Монголии и Хакассии и отчасти к *O. sylvatica* (Pall.) DC. — *O. candicans* (Pall.) DC., занимающим промежуточное положение между секциями *Baicalia* и *Orobia* и, очевидно, близким к гипотетическому анцестральному типу секции *Baicalia* (Юрцев, 1964). Определение числа хромосом посредством проращивания семян показало, что *O. incana* — диплоид, с 2n=16+3B, как и *O. splendens* (2n=16; Хромосомные числа цветковых растений, 1969); то же число хромосом имеют *O. sylvatica* и *O. candicans*, но не виды цикла *O. oxyphylla* s. l. (*O. oxyphylla* (Pall.) DC. s. str., *O. turczaninovii* Fisch. ex Jurtz., *O. selengensis* Bge. s. l.), имеющие тетраплоидный набор 2n=32; это исключает происхождение северных видов непосредственно от *O. oxyphylla* s. l. Для *O. scheludjakoviae* определены два числа хромосом: тетраплоидное (2n=32) — у типической формы (р. Учугей-Юрях) и у центральноякутской (нетипичной) и гексаплоидное (2n=48) — у растения с р. Тихон-Юрях, отличающегося меньшим числом листочков в мутовке. У *O. sverdrupii* с о. Айон (Жукова, Тихонова, 1971) и у переходного к *O. scheludjakoviae* растения с р. Пинейвеем (Западная Чукотка; растет вместе с *Helictotrichon krylovii* и *Eritrichium sericeum*) определено 2n=48, у растения с о. Врангеля — 2n=64 (Жукова, 1966). *O. sverdrupii* и особенно его сородич с о. Врангеля — настоящие тундровые растения, растущие в умеренно сухих и в достаточно увлажненных типах тундр; однако то, что они произошли от степных предков типа *O. scheludjakoviae*, не вызывает сомнений.

8. ***Cardamine conferta* Jurtz.** Вид из секции *Cardaminella* Prantl с маленьким ареалом: восточная часть хр. Черского, хр. Сунтар-Хаята, северо-западная часть Колымского нагорья. В отличие от большинства других эндемиков горного Верхоянья приурочен к сырым моховым тундрам, спускаясь вдоль ручьев в подгольцовый пояс. Наиболее близок к *C. microphylla* Adams (*C. minuta* Willd.), имеющей разорванный ареал: субарктическая Средняя Сибирь от Путораны до арктического Верхоянья, один пункт в верхнем течении Колымы, Чукотский полуостров, Аляска, Камчатка; сходное с *C. microphylla* (если не идентичное) растение найдено недавно на Становом нагорье. Для *C. conferta* с Колымского нагорья определено число хромосом 2n=48 (для *C. microphylla* с востока Чукотского полуострова установлены 2n=42 и 2n=52). Наиболее стойкие отличия этого растения от всех близких видов — значительное число пар листочков на прикорневых листьях, безлистные стрелки, округлые лепестки, быстро стянутые в короткий ноготок. Среди берингийских видов секции *Cardaminella* широко представлена полиплоидия; единственный диплоидный представитель секции в приберингийских и других северных районах — циркумполярный вид *C. bellidifolia* L. (2n=16).

9. ***Arabis turczaninovii* Ledeb.** Красивое растение с крупными пурпуровыми цветками и широкими плоскими повислыми стручками. Обитает в более южных частях Верхоянского хребта, в центральных и южных районах хр. Черского и в континентальной северо-западной части Колымского нагорья. Растет на щебнистых осыпях южных склонов в лесном и подгольцовом поясах.

Согласно Шульцу (Schulz, 1936), *A. turczaninovii* — единственный азиатский представитель североамериканской секции *Campylocarpus* C. A. Mey. Основной очаг видового разнообразия данной группы — северные Кордильеры, особенно — Скалистые горы (Rollins, 1941). Основное число хромосом у видов этой секции x=7 (Rollins, l. c.), в отличие от ряда преимущественно азиатских и голарктических секций (с x=8). Среди американских сородичей *A. turczaninovii* (*A. hoelboellii* Hornem. и др.) широко распространена полиплоидия (2n=14, 21, 28 и 42), известны случаи апомиктической репродукции (Böcher, 1951). Оба исследованных нами образца (из хр. Черского и Колымского нагорья) имеют 2n=14. Таким образом, если в Северных Кордильерах наблюдается очаг незатухающего видообразования, ситуация на Северо-Востоке Азии — су-

щественно иная. Сходная картина прослеживается в секции *Epiles* Hitchc. рода *Poa*.

10. ***Poa kolymensis*** **Tzvel.** (Юрцев и Цвелев, неопубликованные данные). Этот дерновинный вид мятлика с щетиновидными листьями вегетативных побегов впервые был собран нами совместно с В. В. Петровским в 1965 г. в ряде пунктов внутренней части Колымского нагорья, за пределы которого, по-видимому, он не выходит (Юрцев и Цвелев, неопубликованные данные); позднее собирался А. П. Хохряковым и другими коллекторами.

P. kolymensis — единственный в Евразии представитель северокордильерской секции *Epiles* Hitchc., насчитывающей 10—12 видов. По данным Н. Н. Цвелева, он наиболее близок к широко распространенному в средних и верхнем поясах Кордильер виду *P. cusickii* Vasey (от которого хорошо отличается более длинными язычками листьев и значительно менее крупными колосковыми чешуями) и особенно к *P. napensis* Beetle (эндемику района оз. Напа, Калифорния); однако у последнего (согласно сводке Хичкока) язычки также короче (до 1.5 мм дл.), а шипики на килях верхних цветковых чешуй более длинные и тонкие. Значительная часть американских представителей секции — полиплоиды, очевидно, с апомиктической репродукцией или самоопылением (*P. cusickii* — 2n = =28, 42, 56, 59; *P. epilis* Scribn. — 2n=56, 84; *P. unilateralis* Scribn. — 2n=42) (Хромосомные числа цветковых растений, 1969); однако у *P. lettermanii* Vasey А. Лёве (письменное сообщение) определил 2n=14. То же число установлено нами и для *P. kolymensis* (2n=14+2B) из района Яблонового перевала, а также А. П. Соколовской и Н. С. Пробатовой (личное сообщение) для образцов из верховий р. Олы (13 VIII 1969, А. Хохряков). Это говорит о более древней связи между охотско-колымской и кордильерской популяциями (на диплоидном уровне). *P. kolymensis* придерживается более континентальных районов Колымского нагорья. Селится на мелком щебне, обогащенном мелкоземом, в гольцовом и подгольцовом поясах.

11. ***Cardamine pedata*** **Rgl. et Til.** Эндемик гор Охотского побережья: описан из окрестностей Аяна, позднее был обнаружен на Колымском нагорье — в бассейне рек, впадающих в Охотское море. Растет в подгольцовом поясе — в местах долгого лежания снега и вдоль ручьев, как правило, на безлесных участках, но в полосе, где еще встречаются лиственничные редколесья и рощицы каменной березы (*Betula lanata* V. Vassil.). От других видов секции *Cardaminella* отличается простыми пальчато-лопастными листьями, что, очевидно, является результатом редукции боковых листочков непарно-перистого листа (типа листа *C. hyperborea* O. E. Schulz с зубчатым конечным листочком).

C. pedata имеет соматическое число хромосом 2n=30; у других берингийских видов секции встречаются близкие числа: 2n=28 у *C. victoris* N. Busch, у *C. digitata* Richards. и *C. sphenophylla* Jurtz. У последнего вида, известного пока лишь с юго-востока Чукотского полуострова (бухта Пенкигней), наблюдается переход от тройчатых листьев к простым путем редукции боковых листочков; однако общая форма простого листа — обратноланцетная, но не почковидная, как у *C. pedata*.

12. ***Arenaria tschuktschorum*** **Rgl.** Эндемик восточной части хр. Черского, верховий Колымы и западных континентальных районов Чукотки. Гелиофильное растение сухих щебнистых склонов южных румбов, сухих приречных галечников. Образует колючие подушковидные дерновинки (склерификация листьев); подобная жизненная форма выглядит экзотичной в тундровом или северотаежном окружении. По данным В. В. Петровского (1971), близким сородичем нашего вида является *A. meyeri* Fenzl с дизъюнктивным ареалом (Алтай, Северная Монголия, Забайкалье, бассейн Яны и Индигирки); в среднем течении Индигирки ареалы обоих видов налегают. Интересно, что склерификация листьев у *A. meyeri* выражена намного слабее.

По нашим данным, *A. tschuktschorum* — диплоид, с 2n=22.

13. ***Oxytropis semiglobosa* Jurtz.** Это своеобразное подушковидное растение было описано с отрогов Алганских гор (среднее течение Анадыря) и затем найдено сначала в центральной части Чукотского нагорья (Юрцев, 1970а), затем в юго-восточной части Чукотского полуострова (на известняках). Растет в щебнистых дриадовых тундрах южных склонов; предпочитает богатые известью породы. Вид не имеет близких сородичей, к секции *Baicalia* отнесен ошибочно, однако можно предположить его общее родство с *O. candicans* — *O. sylvatica* и отчасти с *O. splendens* (американский вид из секции *Baicalia*). Как и все названные виды, *O. semiglobosa* — диплоид, с 2n=16 (Юрцев, 1970а).

14. ***Festuca brevissima* Jurtz.** Новый вид (Юрцев, Цвелев, неопубликованные данные) из цикла *F. brachyphylla* Schult. s. l. (*F. brevifolia* R. Br., non Muehlb.), по-видимому, единственный диплоид в этой группе, в остальном состоящей из видов тетраплоидных (*F. baffinensis* Polun., *F. hyperborea* Holm., *F. vivipara* (L.) Smith s. l.) и гексаплоидного (*F. brachyphylla* s. str.); в ряде районов Восточной Чукотки можно встретить все эти виды. До сих пор *F. brevissima* обнаружена лишь в пределах нагорий Чукотки (Анюйского, Анадырского, Чукотского — исключая восточную часть Чукотского полуострова) и на о. Врангеля. Обитает на сухих щебнистых вершинах и склонах, как правило, на мелкощебнистом субстрате, обогащенном мелкоземом, при этом селится, как правило, на незадернованных или слабо задернованных участках; обычна на осадочных и вулканических породах кислого и среднего состава. Частым спутником нашего вида является *Melandrium macrospermum* A. E. Porsild, который, однако, в отличие от *F. brevissima*, довольно широко распространен и в горах Аляски. *F. brevissima* более характерна для малоснежных участков, однако на щебнисто-мелкоземистых осыпях растет также и в местах долгого лежания снега; иногда встречается на сухом песчано-галечниковом аллювии высоких речных пойм.

Несмотря на низкорослость и обедненность соцветия, состоящего всего из 3—5 колосков, *F. brevissima*, в отличие от остальных видов группы *F. brachyphylla* s. l. и подобно видам всех других групп цикла *F. ovina* L. s. l., имеет в период цветения более или менее растопыренные веточки метелки; последние и во время плодоношения обычно в той или иной степени сохраняют свое отклоненное положение. Пыльники нашего вида продолговатые или линейно-продолговатые (0.6) 0.7—0.8 (1.1) мм дл. (у других видов группы *F. brachyphylla* s. l. они нередко овальные или почти округлые). *F. brevissima* обычно образует плотные дерновины с многочисленными побегами, одетыми при основании белесыми перепончатыми остатками влагалищ отмерших листьев; листья сизые, снаружи гладкие, более или менее прямые. На поперечном сечении листья данного вида (рис. 3, *3*) обнаруживают сходство с листьями *F. hyperborea* Holmen и *F. baffinensis* Polun. (наличие трех высоких треугольных ребер с внутренней стороны пластинки и обычно двух промежуточных тяжей склеренхимы с каждой стороны листа); однако от листьев первого вида они отличаются удлиненными трихомами, более чем в 3 раза превышающими по длине клетки эпидермиса, а от второго — плоскими центральным и краевыми склеренхимными тяжами (у *F. baffinensis* тяжи узкие, состоящие из немногих клеток и обычно выступающие на срезе листа); ребра листовых пластинок у *F. brevissima* обычно несколько ниже, чем половина толщины срединной части листа, у *F. baffinensis* и *F. hyperborea* — несколько выше.

15. ***Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz., (*Claytonia vassilievii* Kuzen., *Montiastrum vassilievii* (Kuzen.) Ö. Nilss.).** Это своеобразное растение, известное долгое время лишь из типического местонахождения в хр. Рарыткин на правобережье р. Анадырь, найдено в последние годы на южном побережье о. Врангеля, на востоке Чукотского полуострова (оз. Коолень) и на колымско-охотском водоразделе (Ольское базальтовое плато).

Близкий вид известен под названием *Claytonia bostockii* A. E. Porsild из высокогорного района истоков Юкона и гор Врангеля; обитает по берегам ручьев, сырым щебнистым склонам.

Для *C. vassilievii* с о. Врангеля установлено 2n=60 (Жукова и Петровский, 1971). В популяции с Ольского плато обнаружено иное число — 2n=40; очевидно, основное число x=10. У близкого рода *Montiastrum* x=7 (Nilsson, 1971). Более подробно родственные связи и история *Claytoniella* будут рассмотрены нами в специальной статье.

16. ***Cardamine victoris* N. Busch.** Это растение по своей жизненной форме и многим другим морфологическим признакам, экологическим особенностям, общему типу и фрагментированности ареала, отчасти же по своему изолированному систематическому положению и, вероятно, по своей истории (условия формирования вида) является аналогом-близнецом *Claytoniella vassilievii*. Редкие местонахождения вида рассеяны от Охотского побережья до берингийского побережья Чукотки (родственный вид — *C. chiriensis* Miyabe et Tatewaki — известен с Сахалина). В районе оз. Коолень на Чукотке *C. victoris* и *Claytoniella vassilievii* растут совместно. Характерные экотопы *C. victoris* — сырые суглинистые голые пятна, глинистые берега ручьев, иловатые участки поймы, солифлюкционные «потоки». Горизонтальные подземные корневища несут листья с утолщенными сочными влагалищами, тонкими, извилистыми черешками и с узколинейными, несколько сочными пластинками. *C. victoris* — тетраплоид, с 2n=28.

Выводы

1. Горный Северо-Восток Азии, ныне расположенный почти всецело в поясе субарктического климата, обладает рядом эндемичных таксонов рангом выше вида, в том числе двумя близкими монотипными родами — *Gorodkovia* и *Ermania*, образующими эндемичную группу с достаточно обособленным положением в семействе крестоцветных. Большинство эндемичных таксонов горного Северо-Востока имеет сородичей в других горных странах Азии и Северной Америки. Это свидетельствует, с одной стороны, о длительной преемственности развития криофильных элементов флоры на территории Северной Ангариды, с другой — о ее широкой флорогенетической связи с другими горными странами Голарктики.

2. Эндемичными ареалами, охватывающими отдельные части территории горного Северо-Востока, обладают главным образом виды, специализированные к произрастанию на сухих, большей частью щебнистых или каменистых участках и, кроме того (в приохотских и приберингийских районах), растения хорошо или избыточно увлажненных участков с долго залеживающимся снегом.

3. Отмечается существенная разница в составе эндемиков между западным (более континентальным) и восточным секторами горной страны (например: род *Gorodkovia* — род *Ermania* s. s.), а в пределах восточного сектора — между южными (приохотскими) и северными нагорьями; в западном секторе повышенная концентрация эндемиков имеется в южных районах. Часть эндемиков отдельных частей страны связана тесным родством. Таким образом, внутренняя дифференциация природных условий горной страны, сохранявшаяся по крайней мере на протяжении позднего кайнозоя на фоне направленных изменений и флюктуаций климата, создавала благоприятные возможности как для локального видообразования, так и для флористического обмена.

4. Формирование значительной части изученных эндемичных таксонов Северо-Восточной Азии происходило на диплоидном уровне; среди полиплоидных эндемичных видов преобладают палео- и мезополиплоиды (Favarger, 1961), для которых полиплоидия явилась лишь исходным пунктом последующей более или менее длительной эволюции. Случай расовой дифференциации полиплоидного предка демонстрируют *Androsace gorodkovii* и *A. semiperennis*; хромосомные расы установлены в пределах *Oxytropis scheludjakoviae* и *Ermania parryoides*.

ЛИТЕРАТУРА

Алешина Л. А. (1963). Морфология пыльцевых зерен рода *Claytonia* Gronov. и близких родов. Бот. журн., 48. 8. — Бочанцев В. П. (1955). Критические заметки о крестоцветных, I—VI. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, 17. — Бочанцев В. П. (1956). S. M. H. Jafri. *Christolea* (рецензия). Бот. журн., 41, 5. — Бочанцев В. П. и М. Н. Караваев. (1959). Новый род *Gorodkovia* nob. из сем. Крестоцветных. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, 19. — Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. журн., 50. 7. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. журн., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). К познанию хромосомных чисел растений Крайнего Северо-Востока СССР. Бот. журн., 52, 7. — Жукова П. Г. и В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. журн., 56, 2. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. Бот. журн., 56, 6. — Караваев М. Н. (1958). Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard в Якутии. Бот. журн., 43, 4. — Петровский В. В. (1971). Род *Arenaria* L. Аркт. фл. СССР, 6. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. журн., 45, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Л. — Цвелев Н. Н. (1964). Род *Colpodium* Trin. Аркт. фл. СССР, 2. — Цвелев Н. Н. (1968). Злаки. Раст. Ц. Азии, 4, Л. — Цвелев Н. Н. и З. В. Болховских. (1965). О роде Цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*). Бот. журн., 50, 9. — Юрцев Б. А. (1964). Основные пути эволюции остролодочников секции *Baicalia* Bge. Бот. журн.. 49, 5. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Л. — Юрцев Б. А. (1970а). Заметки о видах рода *Oxytropis* DC. из Восточной Сибири. Нов. сист. высш. раст.. 6. — Юрцев Б. А. (1970б). О новых видах растений с Чукотки. Нов. сист. высш. раст., 6. — Юрцев Б. А. и П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. журн.. 53, 11. — Böcher T. W. (1951). Cytological and embryological studies in the amphiapomictic *Arabis hoelboellii* complex. K. Danske Videnskab. Selskab., Biol. Skrift.. 6, 7. — Drury W. H. a. R. C. Rollins. (1952). The North American representatives of *Smelowskia* (*Cruciferae*). Rhodora, 54. — Favarger C. (1961). Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. Zurich Geobot. Inst. Eidgenoessische Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, Bericht, 32 : 119—146. — Holub J. (1958). Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* Bess. In: Klasterskyi et al. Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie, Praha. — Hultén E. (1967). Comments on the Flora of Alaska and Yukon. Arkiv Bot.. Ser. 2, 7, 1. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — Nilsson Ö. (1966). Studies in *Montia* L. and *Claytonia* L. and allied genera. II. Some chromosome numbers. Bot. Notiser, 119, 3. — Nilsson Ö. (1967). Studies in *Montia* and *Claytonia* L. and allied genera. III. Pollen morphology. Grana palynologica, 7, 2—3. — Nilsson Ö. (1971). Studies in *Montia* L., *Claytonia* L. and allied genera. V. The genus *Montiastrum* Rydb. Bot. Notiser, 124, 1. — Rollins R. C. (1941). Monographic study of *Arabis* in western North America. Rhodora, 43. — Rydberg P. A. (1932). *Portulacaceae*. North American flora, 21, 4. — Schulz O. E. (1936). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl, Die natürlich. Pflanzenfam., 2 Aufl., 17 B, Leipzig.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 14 VI 1971).

SUMMARY

21 endemic plant species of the mountainous Northeastern Asia, as well as many of the related species, have been studied cytotaxonomically (Plate). Half of the endemics proved to have the diploidic set of chromosomes, the rest being either paleopolyploids (e. g. *Claytoniella vassilievii* etc.) or mesopolyploids; *C. vassilievii*, *Oxytropis scheludjakoviae* and *Ermania parryoides* each has two different chromosome numbers. The rank of some endemic taxa is higher than that of a species (e. g., a pair of the monotypic genera, *Gorodkovia* and *Ermania* s. str., the endemics of the western and eastern parts of the North-East, respectively, making a higher taxonomical unit within *Cruciferae*; the series of *Androsace gorodkovii* — *A. semiperennis*; the group of *Oxytropis incana* — *O. scheludjakoviae*, etc.). The most of endemics of Northeastern Asia have relatives in other mountain countries of Holarctics. The western and eastern sectors of the North-East, as well as the southern and northern mountains within each of the sectors, notably differ from one another in the set of endemic species; some endemics of different parts of the country are related taxa. Among the endemics of the mountainous North-East plants of drier, gravelly to stony, sites predominate whereas some endemic species of the easternmost areas, bordering Bering and Okhotsk Seas, inhabit snow beds or other sites, rich in soil moisture.

УДК 523.745 : 581.143 : 582.4/.9

Н. В. Ловелиус

КОЛЕБАНИЯ ПРИРОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В 11-ЛЕТНЕМ ЦИКЛЕ СОЛНЕЧНОЙ АКТИВНОСТИ

С 3 рисунками

N. V. LOVELIUS. FLUCTUATIONS OF ARBOREOUS PLANTS ACCRETION IN THE 11-YEARS CYCLE OF SOLAR ACTIVITY

В статье приведены результаты статистической обработки и обобщения данных о приросте годичных колец хвойных пород в 10 горных районах по профилю Карпаты—Камчатка.

Выявлена обратная асинхронная связь прироста и солнечной активности. Показана возможность прогноза направленных изменений прироста хвойных пород на верхнем и северном пределах распространения на гелиофизической основе.

Изучению связей прироста деревьев с колебаниями метеорологических элементов и солнечной активности посвящена обширная литература (Тихомиров, 1941; Рудаков, 1951; Адаменко, 1963; Костин, 1963; Колищук, 1965; Адаменко и др., 1967; Шиятов, 1967; Адаменко, Ловелиус, 1968; Комин, 1968; Ловелиус, 1968, 1970 а, б, в, и др.). Но до настоящего времени по этим вопросам высказываются самые противоречивые мнения. Основным тормозом в разработке этих проблем является, по-видимому, узкорегиональный подход исследователей. Попытки найти устойчивые во времени связи прироста деревьев в отдельных точках с солнечной активностью по существу не увенчались успехом.

Для выявления реакции хвойных древесных пород на верхнем и северном пределах их распространения нами использован статистический метод. Анализ реакции деревьев на изменения солнечной активности в 11-летнем цикле был проведен по методу наложенных эпох (Витальс, 1960). Этому построению предшествовала попытка создания обобщенной серии индексов прироста годичных колец хвойных из 10 районов СССР по «профилю» Карпаты—Камчатка. Сводные серии годичных колец в единицах измерений по каждому из районов исследований были приведены к сопоставимому виду путем вычисления модульных коэффициентов по методу В. Е. Рудакова (1951). В обработку включены данные из районов, где хвойные произрастают в пессимальных условиях обитания (табл. 1).

Модульные коэффициенты рассчитывались как отклонения от 30-летней средней скользящей нормы. После этого индексы годичных приростов суммировались за календарный год по всем 10 районам для получения обобщенной характеристики годичного прироста. Полученный таким образом ряд годичных колец приведен в табл. 2.

Обобщенный ряд годичных колец (табл. 2) был обработан по методу наложенных эпох относительно дат положительных и отрицательных экстремумов 11-летнего цикла солнечной активности (Эйгенсон, 1963). За нулевые годы принимались даты максимумов и минимумов, вправо от которых записывались значения прироста в последующие после экстремума годы (со знаком плюс), а влево — величины годичных приростов в годы, предшествующие экстремумам (со знаком минус). Анализ

ТАБЛИЦА 1

Характеристика образцов в районах взятия модельных деревьев

№ п/п	Горная система	Район, гора, долина реки	Исходный материал	Количество модельных деревьев	Длина ряда годичных колец
1	Карпаты [1]	г. Говерла	Сосна горная	5	329
2	Полярный Урал [2]	Басс. р. Соби	Лиственница сибирская	30	361
3	Казахстан [3]	Боровое, вершина «Спящий рыцарь»	Сосна обыкновенная	13	161
4	Путорана	Вершины: Камень, Котуйская, Халакит	Лиственница даурская	13	339
5	Южный Алтай [4]	Хр. Сарымсакты	То же	5	179
6	Сунтар-Хаята	рр. Хоронь и Сунтар	» »	7	413
7	Восточный Саян	г. Мунку-Сардык	Лиственница сибирская	10	313
8	Охотско-Колымское нагорье	35 км от г. Магадана	Лиственница даурская	5	235
9	Становое нагорье	хр. Кодар	То же	7	348
10	Камчатка	Сопка Плоская	Лиственница курильская	5	250

ТАБЛИЦА 2

Обобщенная шкала годичных колец хвойных по 10 районам СССР

Годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1960	85	87	110	96	107	107	105	106	—	—
1950	97	99	79	99	112	110	116	94	85	88
1940	97	94	85	95	93	99	115	101	105	106
1930	96	101	108	107	104	103	113	119	105	103
1920	109	114	124	114	120	114	102	94	94	96
1910	102	102	95	83	90	101	93	92	100	96
1900	111	108	96	109	102	99	99	101	101	98
1890	93	88	86	82	84	92	90	97	106	110
1880	110	102	105	109	111	108	97	98	81	91
1870	101	103	97	101	102	98	99	92	107	114
1860	100	97	91	95	92	88	95	93	100	110
1850	104	108	102	97	107	95	93	93	89	90
1840	91	89	92	90	92	93	92	100	103	109
1830	87	83	88	101	96	96	87	79	88	83
1820	84	95	99	89	100	100	109	92	104	94
1810	139	131	112	104	113	114	100	88	88	88
1800	91	91	85	106	105	99	102	116	107	120
1790	100	119	111	119	111	97	99	88	90	94
1780	97	93	91	102	102	90	95	118	99	92

изменения приростов оказалось возможным провести по средним значениям для 15 циклов относительно максимума 14 и для циклов относительно минимума солнечной активности. На рис. 1 приведен ход прироста годичных колец хвойных в годы, когда за начало отсчета принималась дата максимума солнечной активности в 11-летнем цикле. С приближением к дате положительного экстремума солнечной активности прирост

[1] Данные В. Г. Колищука.
[2] Данные С. Г. Шиятова.
[3] Данные Г. Е. Комина.
[4] Образцы Е. В. Максимова.
Во всех остальных районах образцы собраны и обработаны автором.

годичных колец уменьшается, и его снижение продолжается после прохождения экстремума, достигая самых малых значений во второй год после максимума активности Солнца.

На рис. 2 представлен ход прироста годичных колец в эпоху минимума солнечной активности в 11-летнем цикле. Кривая прироста годичных колец в эпоху минимума активности солнца (рис. 2) имеет зеркальный ход по сравнению с ходом прироста деревьев в эпоху максимума (рис. 1). С приближением к отрицательному экстремуму приросты начинают резко увеличиваться и наибольших значений достигают во второй год после прохождения экстремума.



Рис. 1. Ход прироста годичных колец хвойных пород в 11-летнем цикле солнечной активности; за нулевой год принята дата максимумов активности Солнца.

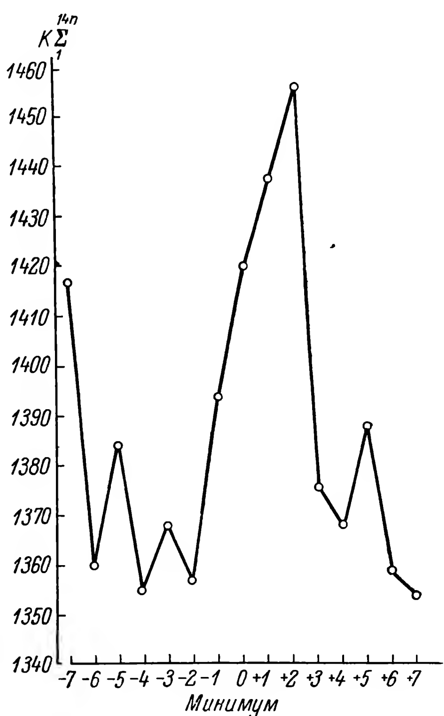


Рис. 2. Ход прироста годичных колец хвойных пород в 11-летнем цикле солнечной активности; за нулевой год принята дата минимумов активности Солнца.

Таким образом, с усилением процесса образования пятен на Солнце прирост годичных колец резко снижается, а с уменьшением его так же резко увеличивается. Как в одном, так и в другом случае экстремально малые и экстремально большие приросты приходятся на второй год после максимума и минимума солнечных пятен в 11-летнем цикле.

Полученный результат позволяет сделать вывод, что колебания солнечной активности в 11-летнем цикле заметно отражаются на приросте годичных колец хвойных в крайних условиях обитания, причем выявленная связь имеет сдвиг на два года. Приведенный выше результат был проверен на независимом материале по сосне обыкновенной с болот Ленинградской области (ур. «Железо»), а также ели и лиственницы из района Якутска (40-й километр Вилюйской трассы). В итоге получено наибольшее совпадение результатов статистической обработки данных по деревьям из Ленинградской области и Центральной Якутии в эпоху максимума солнечной активности.

Выявленная связь прироста деревьев с солнечной активностью со сдвигом на два года относительно дат ее экстремумов в 11-летнем цикле на первый взгляд кажется следствием естественной инерции среды и могла бы быть объяснена временем опосредствованного воздействия экстремальной активности Солнца на прирост хвойных. Но в последних работах гелиофизиков (Витинский, 1969; Оль, 1969а, б, и др.) показано, что истинное выражение энергии корпускулярных потоков, отражающих

активность Солнца, не совпадает с ходом образования солнечных пятен. Отмечается, что наиболее интенсивные корпускулярные потоки приходятся не на год максимума солнечных пятен, а наблюдаются на год-два позже дат экстремумов. Эти наблюдения позволяют предположить наличие существенных прямых воздействий корпускулярных потоков Солнца на скорость ростовых процессов у древесных растений. Так, Леопольд (1968) пишет: «Коротковолновое электромагнитное и корпускулярное излучение можно рассматривать как экологический фактор — результат неполного экранирования атмосферой солнечной радиации. Атмосфера способна пропускать лучи с меньшей длиной волны, чем у видимого света, а корпускулярное излучение она вообще не задерживает. Высокая энергия, которой обладают эти излучения, и неизбирательность их поглощения биологическими системами объясняют их способность вызывать серьезные повреждения» (стр. 392).

Проведенный анализ прироста деревьев в 11-летнем цикле активности Солнца позволяет заключить, что уменьшение приростов в эпоху максимума солнечной активности или их увеличение в эпоху минимума является количественным выражением изменения устойчивости организмов к корпускулярным воздействиям.

Выявленная четкая связь (рис. 3) приростов с изменениями активности

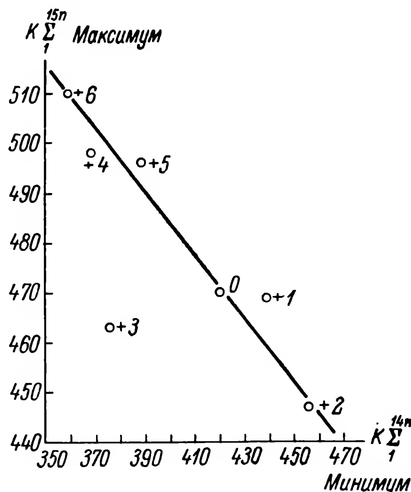


Рис. 3. Связь приростов годичных колец хвойных пород с противоположными фазами солнечной активности в 11-летнем цикле.

Солнца в 11-летнем цикле (со сдвигом на два года относительно дат экстремумов) может быть использована для прогноза прироста деревьев в крайних условиях обитания на гелиофизической основе.

Пользуюсь случаем выразить большую благодарность В. Г. Колищуку, Г. Е. Комину, С. Г. Шиятову за первичные данные, а Е. В. Максимову за образцы по Южному Алтаю, любезно представленные мне для выполнения настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Адаменко В. Н. (1963). Опыт изучения условий существования ледников Полярного Урала за 260-летний период по данным дендрохронологического анализа. В сб.: Результаты исследований по программе МГГ. Гляциология, 9. — Адаменко В. Н., Т. Т. Битвинскас, Б. А. Колчин, Н. В. Ловелиус. (1967). Аномальные годовые приросты сосны и условия циркуляции атмосферы за последние 65 лет. В сб.: Вопросы древесного прироста в лесоустройстве. — Адаменко В. Н., Н. В. Ловелиус. (1968). Использование дендрохронологических данных для изучения многолетней изменчивости метеорологических условий последнего тысячелетия. В сб.: Материалы Всесоюзного совещания — научной конференции по дендрохронологии и дендроклиматологии. — Вительс Л. А. (1960). Многолетняя изменчивость повторяемости форм атмосферной циркуляции и их преобразований в связи с солнечной активностью. Тр. ГГО, 90. — Витинский Ю. И. (1969). Солнечная активность. — Колищук В. Г. (1965). Динамика прироста горной сосны в связи с солнечной активностью. ДАН СССР, 167, 3. — Комин Г. Е. (1968). О связи прироста сосны с аномалиями 11-летнего цикла. Матер. отчетн. сессии лаборатории лесоведения, лаборатории лесн. почвоведения и почвен. микробиологии за 1967 год. Свердловск. — Костин С. И. (1963). Повторяемость засушливых и влажных периодов в центральной части лесостепи Русской равнины. В сб.: Вопросы повышения продуктивности лесного хозяйства. — Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. — Ловелиус Н. В. (1968). Дендрохронологические данные сосны болотной как показатель условий среды. В сб.: Материалы Всесоюзного совещания — научной конференции по дендрохронологии и дендроклиматологии. — Ловелиус Н. В. (1970а). Теплообеспеченность гор Путорана и ледовитость Балтики. Изв. ВГО, 102, вып. 1. — Ловелиус Н. В. (1970б). Колебания прироста

древесных растений на верхнем пределе распространения. Изв. ВГО, 102, 2. — Ловелиус Н. В. (1970в). Влияние извержений вулканов на растительность Камчатки. Бот. журн., 55, 11. — Оль А. И. (1969а). Циклические изменения геоактивного корпускулярного излучения Солнца. Тезисы докладов совещания по анализу различных природных явлений с циркуляцией атмосферы. Инст. географ. АН СССР. — Оль А. И. (1969б). Возмущенность магнитного поля Земли и ее изменения в 11-летнем цикле. Тр. ГГО, 245. — Рудаков В. Е. (1951). Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годичных колец деревьев. ДАН АрмССР, 13, вып. 3. — Тихомиров Б. А. (1941). К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов в Евразии. Сов. бот., 5—6. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63. — Шиятов С. Г. (1967). Колебания климата и возрастная структура древостоев лиственничных редколесий в горах Полярного Урала. В сб.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. — Чижевский А. Л., Ю. Г. Шишина. (1969). В ритме Солнца. — Эйгенсон М. С. (1963). Солнце, погода и климат.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 VIII 1969).

SUMMARY

The article presents the results of statistical generalization of coniferous yearly circles series from 10 mountain regions dislocated along the profile Carpathians—Kamchatka.

An inverse asynchronous connection between the growth and solar radiation was revealed. Possibility of forecasting directed changes of coniferous increment at the upper and northern limits of spreading on the basis of heliophysics is shown.

УДК 576.3 : 582.264

Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. II. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА У *PALMELLOCOCCUS*

С 1 рисунком

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. II. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *PALMELLOCOCCUS*

Настоящая статья продолжает серию наших работ, посвященных цитологическому изучению одноклеточных зеленых водорослей, принадлежащих к автоспоровой группе порядка *Chlorococcales*. Эта группа рассматривается многими систематиками в качестве тупика филогенетического развития. Наряду с детальным описанием спорогенеза *Palmellococcus protothecoides* (Krüger) Chod. анализируются различные особенности ядерного и клеточного деления.

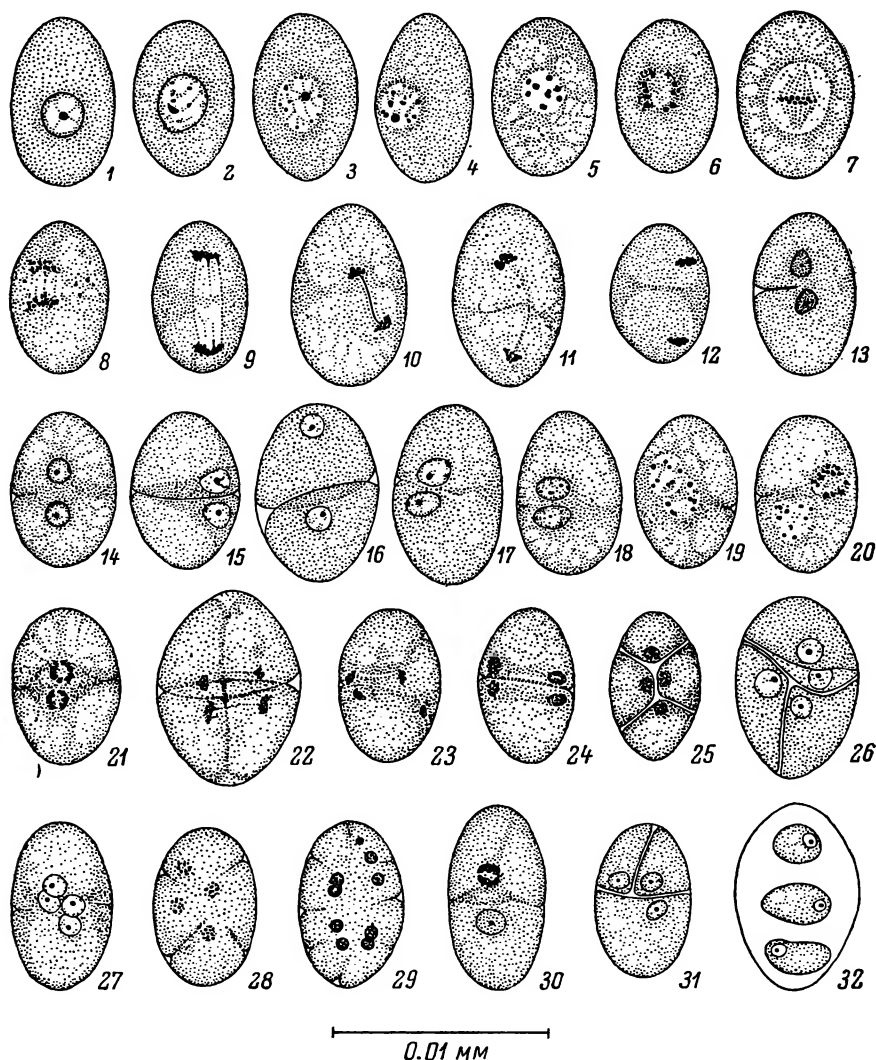
Объектом нашего исследования стала выделенная из почвенного образца с Кольского полуострова протококковая водоросль, которая была идентифицирована нами как *Palmellococcus protothecoides* (Krüger) Chod. Она имеет шаровидную или эллипсоидную форму клеток, пристенный хлоропласт без пиреноида, размножается только автоспорами, возникающими в результате деления содержимого материнской клетки на 2, 4, 8, 16 и 32 части. По внешнему виду этот организм более всего соответствует рисунку в сводке Смиса (Smith, 1950, fig. 161). Данная водоросль исследуется цитологически впервые.

Подготовка материала к фиксации и его последующая обработка проводились в соответствии с методикой, которая была изложена ранее (Седова, 1969). Первая фиксация совпадала с наступлением темнового периода суток, а последующие проводились с интервалом в 50 минут.

На постоянных препаратах наиболее многочисленны ядра в состоянии интерфазы. Как правило, они встречаются в клетках эллипсоидной формы с тонкой оболочкой. Ядро располагается в центре или слегка смещено к периферии клетки, имеет не совсем правильную конфигурацию, в диаметре не превышает 1 мк и содержит только одно интенсивно окрашивающееся ядрышко. Четкость оболочки ядра обусловлена скоплением вдоль нее мелких гранул, образующих довольно обширную хроматиновую зону (см. рисунок, *1*).

О вступлении ядра в профазу можно судить по ряду признаков. Прежде всего ядро значительно увеличивается в размерах. В соответствии с этим становится крупнее и ядрышко. Затем в результате спирализации хромосом в ядре появляется сетчатая структура с довольно крупными глыбками хроматина (*2*). Несколько позже начинается постепенное растворение ядерной оболочки (*3*). Усиливающаяся хроматизация и связанное с этим появление значительных по размеру интенсивно окрашивающихся структур маскируют ядрышко (*4*), поэтому его дальнейшая судьба не выяснена.

При переходе в метафазу завершается спирализация, что приводит к образованию очень мелких, чрезвычайно нечетких по форме хромосом, морфологическую индивидуальность которых невозможно установить. Они располагаются в светлой зоне, возникающей на месте ядра и сохраняющейся в течение всего митоза. Число хромосом приблизительно



Ход спорогенеза у *Palmellococcus protothecoides*.

1—13 — различные стадии первого ядерного деления, *14—16* — цитокинез и образование двух дочерних клеток, *17—26* — различные стадии второго ядерного деления и цитокинеза, *27—29* — некоторые детали третьего ядерного деления, *30—32* — картины асинхронного деления ядер.

равно 9 (*5*). Их точный подсчет затруднен ввиду мелкого размера и компактного расположения. В этот же период начинают разъединяться пары сестринских хроматид, составляющие метафазные хромосомы (*6*). И, наконец, появляется фигура веретена, нити которого у пальмеллококка выражены крайне нечетко (*7*).

В анафазе сестринские хромосомы, образовавшиеся в результате разъединения хроматид, собираются в компактные, интенсивно окрашивающиеся пластинки и расходятся к противоположным полюсам клетки, как правило, по направлению ее длинной оси (*8*). В поздней анафазе между ними сохраняется связь посредством двух отчетливо выраженных соеди-

нительных нитей (*9*). Приблизительно к этому периоду приурочено начало цитокинетической деятельности.

В телофазе происходит формирование сестринских ядер. Обращает на себя внимание замедленное прохождение ранних этапов телофазы. В это время между расходящимися в противоположные стороны компактными скоплениями хромосом еще сохраняется связь в виде интенсивно красящегося тяжа. По мере завершения митоза эта структура становится менее отчетливой (*10—12*). При переходе в позднюю телофазу хромосомы претерпевают изменения, приводящие к восстановлению характерного облика интерфазных ядер: они приобретают четкие очертания, вновь появляются ядрышко и ядерная оболочка, а хромосомы постепенно деспирализуются и снова становятся невидимыми (*13*). Поскольку этот этап протекает очень быстро, соответствующие картины митоза встречаются крайне редко. В центральной части клетки, там где появляются более плотные и интенсивно окрашивающиеся участки цитоплазмы, вскоре образуется клеточная перегородка. Наконец, телофаза первого ядерного деления сменяется интерфазой (*14*).

Из всех стадий митоза интерфаза наиболее растянута во времени. Ее длительность колеблется в зависимости от того, находятся ли клетки в состоянии непрерывного деления (короткая автосинтетическая интерфаза) или переходят в дифференцированное состояние и перестают размножаться (продолжительная гетеросинтетическая интерфаза). У пальмеллококка в последнем случае ядерное деление сопровождается цитокинезом и формированием дочерних клеток, впоследствии превращающихся в автоспоры (*15*, *16*). После некоторого периода роста они разрывают оболочку материнской клетки, выходят за ее пределы и дают начало новой клеточной генерации. Это — крайний случай редукции числа клеточных делений. Значительно чаще после завершения первого митотического деления цитокинетические процессы затухают, и ядра сразу приступают к репродукции хромосомного материала (автосинтетическая интерфаза). Эта стадия кариокинеза так коротка, что создается впечатление непосредственного перехода телофазы первого ядерного деления в профазу второго деления.

Изучение последовательных фаз второго ядерного деления показало, что они по своему характеру принципиально не отличаются от соответствующих фаз первого ядерного деления. В профазе ядра несколько увеличиваются в размере, одновременно начинается спирализация хромосом, а также постепенное растворение ядрышка и ядерной оболочки (*17*, *18*). В метафазе на месте ядер возникают светлые сферические зоны с расположенными в них точкообразными хромосомами (*19, 20*). По мере прохождения анафазы хромосомы располагаются все более компактно (*21*). Как правило, группы сестринских хромосом расходятся теперь в направлении, перпендикулярном длинной оси клетки. К анафазе приурочено и возобновление цитокинетической активности, о чем свидетельствует появление дополнительных (по сравнению с уже образовавшимися ранее, в период первого деления) плотных участков цитоплазмы. Только после вступления ядер в телофазу между сестринскими хромосомами удается различить тонкие соединительные нити (*22*, *23*). Несколько позднее наступает деспирализация хромосом, появляются четкие контуры ядер, но ни ядрышка, ни ядерной оболочки еще не видно (*24*). Этот этап деления оказывается очень длительным и продолжается в период цитокинеза (*25*). В результате цитокинеза образуются четыре дочерние клетки, ядра которых переходят в гетеросинтетическую интерфазу (*26*).

Если второе деление ядра не сопровождается цитокинезом, то сестринские ядра переходят в очень непродолжительную автосинтетическую интерфазу, завершающуюся третьим делением ядра (*27—29*). Нередко оно сменяется четвертым и даже пятым ядерным делением. Характер митоза при этом в принципе остается прежним, но детали его становятся все менее отчетливыми, так как размеры клеток на протяжении всех митозов сохраняются неизменными при непрерывно прогрессирующем умень-

шении ядер. В результате повторных ядерных делений в материнских клетках образуется не 4, а 8, 16 и более автоспор.

В ходе изучения спорогенеза пальмеллококка мы обратили внимание на иногда проявляющуюся асинхронность в поведении сестринских ядер во время их деления (*13, 20*). В одних случаях это может не повлиять на конечный исход спорогенеза, но в других имеет далеко идущие последствия, приводя к редукции числа автоспор (*30—32*).

Как видно из изложенного, *Palmellococcus* относится к организмам, дающим классические картины митоза с обычной последовательностью его стадий. Однако в ходе карио- и цитокинеза у этого организма нами выявлен ряд любопытных деталей.

Обращает на себя внимание тот факт, что, хотя оболочка ядра и растворяется в поздней профазе, на месте ядра появляется идентичная ему по форме и размеру светлая зона, которая сохраняется в течение всего митоза (см. рисунок, *4—6*, *19*, *20*). Это позволяет высказать предположение о существовании невидимого биологического барьера, возникающего между ядерным и цитоплазматическим веществом и обеспечивающего их несмешиваемость (явление широко распространенное среди прокариотов).

В период метафазы намечаются контуры веретена, однако четких волокон обнаружить не удалось. Лишь в поздней анафазе между расходящимися группами хромосом появляются две непрерывные тонкие слегка окрашивающиеся нити (*9*). Иногда выявляется только один центральный, но зато толстый тяж (*10*). Столь разные картины трудно объяснить: либо у пальмеллококка происходит некоторое изменение структур, вызванное слиянием одиночных нитей с одновременным смещением их положения, либо это обусловлено различным положением нитей в поле зрения.

Вопрос о природе соединительных нитей представляет большие трудности. Попытка проследить генезис этого образования не дала желаемых результатов, причиной тому мелкие размеры объекта, не позволяющие уточнить детали. В литературе нами были найдены аналогии среди различных представителей растительного и животного мира. Термином «соединительная нить», или «десмоз», объединяют образования различного происхождения и природы. Следует различать настоящий десмоз, под которым понимают нить, соединяющую две центриоли, расположенные на противоположных полюсах веретена, как например у *Gymnodinium* (Jollos, 1910), и ложный десмоз. Последний возникает в результате слияния нитей веретена и под названием «центродесмоз» обнаружен, например, у *Vaucheria* (Neuenstein, 1914), или в результате вытягивания ядра в ходе его деления при сохранении оболочки на протяжении всего митоза, например у *Valonia* (Fairchild, 1894; Schussnig, 1938), или сцепления хромосом, как у *Polytoma uvella* (Entz, 1918), или деления кариосомного ядрышка, например у *Cladophora* (Němec, 1910).

Поскольку у пальмеллококка центриоли отсутствуют, здесь нет оснований говорить об истинном десмозе. Так как оболочка ядра у него растворяется уже в поздней профазе и возникает вновь лишь к концу телофазы, то она, естественно, не может принимать участия в образовании тяжа. Труднее оказалось выяснить роль ядрышка в образовании соединительной нити, так как нам не удалось проследить его поведение во время митоза. Если у пальмеллококка имеется настоящее ядрышко, то оно растворяется к концу профазы и вновь появляется лишь в поздней телофазе и его участие в образовании соединительной нити исключено. Если же ядрышко кариосомной природы, то в ходе митоза оно делится гантелевидной перетяжкой, которая представляет собой соединительный тяж. С этой точки зрения трудно найти объяснение картине, представленной на рисунке, *9*. Вследствие мелких размеров хромосом неясны детали их поведения на разных этапах кариокинеза и, следовательно, не выяснена их роль в образовании десмоза. Вполне возможно, что он имеет не ядрышковую, а хромосомную природу и обусловлен наличием сцепленных хромосом. Но наиболее вероятно, что соединительный тяж возникает в результате слияния тонких, почти неразличимых воло-

кон веретена. Тогда становится вполне объяснимым столь позднее появление этого образования в ходе митоза.

Как и у большинства водорослей, у пальмеллококка ядра переходят в кинетическое состояние почти сразу с наступлением темнового периода. Продолжительность цикла ядерного деления составляет около 50 минут. Наиболее растянуты, а, следовательно, и многочисленны на препаратах интерфазы и ранние профазы; метафазы и анафазы встречаются редко. Необычно проходит телофаза: ранние ее этапы крайне растянуты и иногда продолжаются даже после завершения цитокинеза; поздняя телофаза, сопровождающаяся деспирализацией хромосом, протекает настолько быстро, что на препаратах практически не обнаруживается.

Из интересных особенностей митоза, встреченных при изучении этого процесса у *Palmellococcus*, следует остановиться на явлении асинхронного деления сестринских ядер. Такое деление отмечено в некоторых клетках и, по нашим наблюдениям, обычно сказывается на конечном итоге деления, приводя к редукции числа автоспор. Интересно, что это явление не связано с явно выраженной морфологической дифференциацией клетки. Мы убеждены, что физиологические различия в пределах клетки все же существуют и, вероятно, они обусловливают несоответствие в поведении сестринских ядер и связанную с ним редукцию числа дочерних клеток. Как полагает Шуссниг (Schussnig, 1960), редукция числа автоспор позволяет наметить определенную преемственность в характере клеточного деления при бесполом размножении у протококковых водорослей и вегетативном делении клеток, окончательно закрепляющемся у улотриксовых (которые занимают следующую, более высокую по сравнению с одноклеточными зелеными водорослями, ступень развития). Полярная гетерогенность клетки и редукция числа автоспор до двух, по нашему мнению, стали решающими факторами при переходе от коккоидной к нитчатой форме тела водорослей.

Оказалось весьма сложным проследить у пальмеллококка ход цитокинеза. Он начинается уже в анафазе, но чаще в ранней телофазе первого ядерного деления и связан с появлением в цитоплазме более плотных участков, вероятно, соответствующих месту заложения клеточных перегородок. С возобновлением митотической активности сестринских ядер процесс клеткообразования приостанавливается до наступления анафазы или телофазы следующего деления. Часто у организмов в одинаковой стадии спорогенеза клеточные перегородки находятся на разных этапах формирования, что, с нашей точки зрения, зависит от разной скорости данного процесса. Аналогичные картины были обнаружены при изучении клеточного деления у *Kirchneriella lunaris* (Pickett-Heaps, 1970), но этот автор дал им иное толкование; он допускает возможность возникновения во время первого митотического деления весьма лабильной клеточной перегородки, способной резорбироваться в период следующего митоза. Однако образование столь своеобразной структуры таким способом нам кажется маловероятным. Сложность проблемы объясняется нераскрытым до сих пор механизмом формирования клеточных перегородок, хотя попытки в этом направлении предпринимались неоднократно. Нашими исследованиями установлено, что у *Palmellococcus* клеточное деление — одновременного типа, но иногда вполне вероятен переход к последовательному типу (*22*). Мы выяснили также, что образование целлюлозных оболочек начинается только после вступления ядер в гетеросинтетическую интерфазу.

Подведем итоги проведенного исследования: 1) У *Palmellococcus* митоз идет по обычной схеме, характерной для подавляющего большинства растительных организмов; 2) обнаружены своеобразные черты митоза у этой водоросли (появление светлой зоны в метафазе, отсутствие четких нитей веретена и образование толстого соединительного тяжа в поздней анафазе, асинхронность в поведении сестринских ядер). Эти данные несомненно имеют важное значение для выяснения направленности эволюции митоза у протофитов; 3) метафазные пластинки компактные,

а мелкие, лишенные морфологической индивидуальности хромосомы в числе, равном приблизительно 9, расположены в светлой зоне; 4) клеточное деление одновременного типа; в клетке может пройти 1, 2, 3, а иногда и более следующих друг за другом ядерных делений, из которых лишь последнее завершается формированием клеточных перегородок и образованием автоспор; 5) цитокинез начинается в анафазе, но чаще в телофазе первого ядерного деления и заканчивается только после прекращения митотической активности ядер, т. е. при вступлении их в гетеросинтетическую интерфазу.

ЛИТЕРАТУРА

Седова Т. В. (1969). Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I. Некоторые особенности митоза у *Oocystis*. Бот. журн., 54, 12. — Entz G. (1918). Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella*. Arch. Protistenkunde, 38, 3. — Fairchild D. (1894). Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung von *Valonia*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 12. — Jollos V. (1910). Dinoflagellatenstudien. Arch. Protistenkunde, 19, 1. — Němec B. (1910). Über die Kernteilung bei *Cladophora*. Bull. Intern. Acad. Sci. de Boheme, 1. — Neuenstein H. (1914) Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. Zellforsch., 13,1. — Pickett-Heaps J. (1970). Mitosis and autospore formation in the green alga *Kirchneriella lunaris*. Protoplasma, 70, 3—4. — Schussnig B. (1938). Der Kernphasenwechsel von *Valonia utricularis* (Roth) Ag. — Schussnig B. (1960). Handbuch der Protophytenkunde, II. — Smith G. (1950). The fresh-water algae of the United States.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академия наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 V 1971).

SUMMARY

In *Palmellococcus* the mitosis follows the classical pattern. The chromosomes are dot-like. The chromosome number at the metaphase is approximately 9. The characteristic features of mitosis are: the appearance of a light zone in late prophase; the lack of definite spindle and the formation of the centrodesmose in late anaphase; the asynchronous divisions of filial nuclei. The above features of the nuclear apparatus are of importance in understanding certain problems of its evolution in Protophyta. The autospores arise by a simultaneous cleavage of the protoplast. The cytokinesis begins in the anaphase or telophase of the first nuclear division and is completed in heterosyntetic interphase.

УДК 591.51 : 576.1 : 58

Э. С. Терехин

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОНЯТИЯ «ПОВЕДЕНИЕ» В ИЗУЧЕНИИ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

С 2 рисунками

E. S. TERYOKHIN. ON THE POSSIBILITY OF USING THE CONCEPT «BEHAVIOR» IN STUDYING THE EVOLUTION OF PLANTS

В статье обсуждается содержание понятия «поведение» в том объеме и в тех аспектах, в которых оно употребляется в работах этологов-зоологов. По мнению автора, различия в уровнях функциональной активности и в механизмах движений не являются принципиальным препятствием для описания жизнедеятельности растений в этологических (поведенческих) терминах. В статье рассматриваются основные виды активных, целесообразных и обратимых (повторяемых) движений у растений, их механизмы и факторы, их вызывающие. Автор приходит к выводу о полезности описания функциональной активности у животных и растений в единых этологических терминах. В статье отмечается необходимость уделять больше внимания кибернетическому аспекту поведения. На примере эволюции паразитных цветковых растений в статье рассматривается вопрос о соотношении изменений поведения и структуры в процессе эволюции. Автор присоединяется к выводам экологов-зоологов (Майр и др.) о том, что поведение является фактором, регулирующим направление морфологической эволюции.

В книге «Зоологический вид и эволюция» Майр (1968) исключительно высоко оценил роль поведения в морфологической эволюции животных. «Переход в новую нишу или адаптивную зону, — пишет Майр (1968 : 478), — почти всегда начинается с изменения поведения. Другие приспособления к новой нише, в частности структурные, приобретаются вторично... Только что происшедшие переходы в новые экологические ниши сначала не влекут за собой структурных изменений. Но как только развивается новый образ жизни, он рано или поздно подкрепляется соответствующим изменением структуры».

Огромная роль поведения в эволюции проявляется, по мнению К. Э. Фабри (1967), в том, что, по существу, всякое приспособление организма к среде реализуется, в конечном итоге, через поведение. Именно во внешней активности, в поведении находят свое совместное, комплексное проявление все физические, химические и физиологические процессы, совершающиеся в организме.

На примере эволюции паразитных покрытосеменных растений можно, на наш взгляд, особенно хорошо показать, что и в мире растений эволюционные морфологические преобразования происходят вслед и в соответствии с изменяющимся образом жизни, с изменяющимся поведением (Терёхин, 1968а, б; Терёхин и Никитичева, 1968; Терёхин и Камелина, 1969).

Понятие «образ жизни» и зоологи, и ботаники широко используют в своих работах. Однако если у зоологов это понятие включает ту или иную совокупность поведенческих актов (что видно уже из приведенной цитаты Майра, см. также В. Вагнер, 1910), то у ботаников обычно бывает весьма трудно выяснить, что скрывается за обобщающим выражением «образ жизни».

Высокая роль поведения в эволюции, признаваемая зоологами, большой и все возрастающий объем исследований в области зоологической этологии (науки о поведении) — весьма достаточное, на наш взгляд, основание для того, чтобы попытаться выяснить возможность использования этого весьма результативного понятия в ботанике.

Но что же такое «поведение» животного? «Прямого и простого ответа на этот вопрос нет, — считает один из основоположников современной этологии Тинберген (1969). Грубо говоря, поведение — это движение животных... В поведение следует включить и движения, когда животные едят, спариваются и даже дышат... Наконец, поведение может характеризоваться и неподвижностью животного... В целом мы склонны называть поведением самые разнообразные движения или их изменения, в том числе и полную неподвижность — короче говоря, все внешние характеристики движения». Ферпланк (Verplanck, 1957 : 2) в «Словаре этологических терминов» считает поведением «...весь комплекс видимой, регистрируемой или измеримой деятельности живых животных, такой как скелетные движения, движения посредством поперечно-полосатых или гладких мускулов, издавание звуков, выделения электрических органов, движения ресничек, сжатие или расширение хроматофор, раздражения, железистая секреция и изменения в химии тела (включая те, которые продуцируют люминесценцию), в той мере, в какой они имеют отношение к общению животного с его средой». Ферпланк считает, таким образом, поведением все, что животное делает; любую часть деятельности животного в вышеприведенном смысле, которая может быть опознана в повторениях и классифицирована наблюдателем. Однако для большинства зоологов-этологов характерно почти полное отождествление движений и поведения (Лёб, 1924; Jennings, 1931; Дембовский, 1959; Manning, 1967, и др.). Мэнинг (Manning, 1967) отмечает вместе с тем, что далеко не все биологи склонны рассматривать в качестве поведения простейшие рефлекторные движения.

Выявление четких границ понятия «поведение» — задача необычайно трудная. Некоторые исследователи пытаются найти выход в том, чтобы понимать под поведением «внешние проявления жизнедеятельности» (Боровский, 1936) или «ответ живого вещества на некоторые формы стимулов, хотя ответ может быть подвержен значительным изменениям» (Cloudsley-Thompson, 1960 : 5). Другие признают более или менее открыто полнейшую невозможность дать сколько-нибудь приемлемое определение понятию «поведение» на настоящем этапе развития биологии (Simpson, 1958; Manning, 1967). Мэнинг (1967 : 2) отмечает при этом, что «хотя термин и не может быть определен удовлетворительно, но его общий смысл будет ясен из его использования». Эшби рассмотрел проблему поведения живых систем с позиций кибернетики и пришел к заключению, что рефлекторное поведение животных представляет собой вид качественных преобразований системы (Эшби, 1959 : 44—46), понимая под преобразованиями переход системы из одного состояния в другое; при этом последовательность состояний и временные интервалы между ними определяют линию поведения (Эшби, 1964 : 48). Еще более ясно выразил эту мысль Н. Амосов (1969 : 7): «...элементы, объединенные связями так, чтобы вместе выполнять определенную функцию, мы называем системой. Действия системы, процесс выполнения функций, достижение цели — поведением». Эшби (1959 : 13) считает, что и сама кибернетика — это, собственно, наука «о способах поведения». Кибернетика, по мнению Эшби, очень интересуется вопросами типа «что оно делает?» и гораздо меньше ее занимает вопрос «что это такое?», вопрос «чем является эта переменная величина: положением точки на колесе или потенциалом электрической цепи?». Таким образом, кибернетика, по существу, наука функциональная и «бихевиористичная». Эшби трактует поведение очень широко; с другой стороны, отождествление понятий «движение» и «поведение», на наш взгляд, также малоприемлемо. Важно отметить при этом, что этологи изучают не движения сами по себе, а системы, способы, взаимодействия

движений, осуществляемые в целях питания, самосохранения или репродукции. Именно поэтому Мэнинг (197 : 2) оправданно сомневается в возможности рассматривать в качестве поведения отдельные движения.

В. Я. Александров (1970 — 236) подчеркивает в своем определении поведения, по-видимому, как раз эту его особенность, считая, что поведение заключается «в осуществлении целенаправленных процессов, выполняемых двигательными актами, упорядоченными в пространстве и времени». Таким образом, вероятно, не каждое действие организма может быть отождествлено с поведением, но лишь упорядоченные целенаправленные действия. Здесь мы подходим, однако, к очень трудной и еще почти не исследованной проблеме разграничения случайных, ненаследуемых и поведенческих акций.

Уже сейчас ясна важность двух обстоятельств, участвующих в формировании правильного представления о поведении.

Во-первых, становится более понятным огромное значение целесообразности поведения, т. е. становится понятной необходимость эволюционного подхода к выяснению сущности поведения. Детьер и Стеллар (1967) пришли к заключению, что основным свойством поведенческих акций, отличающих их от движения неживых субстанций, является целесообразность поведения, поскольку действия животных направлены на то, чтобы сохранить свою жизнь и получить потомство и поскольку непрерывность существования организма и вида зависит от эффективности действий индивидуума.

Во-вторых, становится все более очевидной информативная ценность поведения в процессе эволюционных преобразований (см. Майр, 1968). В сущности, именно на этот аспект поведения указывал и И. И. Шмальгаузен (1958), отмечая важную роль активности особи в эволюции.

Наше понимание сущности поведения в основном совпадает с определением поведения, предложенным В. Я. Александровым (1970). Следует, однако, заметить, что это определение не охватывает все типы реакций, принимаемые этологами-зоологами за поведенческие реакции, в частности переход животного от покоящегося к активному состоянию и наоборот, и т. д. (Детьер, Стеллар, 1967; Тинберген, 1969). Мы хотели бы подчеркнуть, что одной из основных характеристик поведения, имеющей, по-видимому, важное значение в эволюции, является именно способ осуществления организмом целесообразных действий, направленных на достижение успеха в выживании и репродукции. Под способом мы подразумеваем при этом не только упорядоченность двигательных актов в пространстве и времени, но и качественные изменения осуществляемых действий, например переход от одной формы движения к другой.

Этологи-зоологи различают сегодня в поведении стереотипные (врожденные) и приобретенные (наученные) его формы. К стереотипным формам поведения относят таксисы (ориентацию или свободное движение организма по отношению к стимулу), рефлексы и инстинкты (Детьер и Стеллар, 1967). В соответствии с задачами, решаемыми организмом, различают пищевое, защитное и репродуктивное поведение. Зоологи признают сегодня наличие простейших форм врожденного поведения (таксисов, рефлексов) у низших животных организмов, многоклеточных и одноклеточных, обладающих слабо дифференцированной нервной системой или вовсе не имеющих таковой (амебы, инфузории, трубачи, сувойки, гидры и т. д., — Вагнер, 1910; Jennings, 1931; Детьер и Стеллар, 1967; Lenchoff, 1968; Тинберген, 1969, и др.). С наличием развитой нервной ткани связывается сегодня не само поведение в целом, но его развитие, более сложные, высшие формы. На каждом новом уровне развития живых существ возникают новые, более сложные формы поведения. Они вначале накладываются на более простые его формы и со временем замещают их. Ошибочно было бы пытаться объяснить поведение относительно простых организмов с помощью терминов для обозначения сложных форм поведения и наоборот. Ленхоф (Lenchoff, 1968) заметил при этом, что сравнительно тонкая граница между поведением и физиологией

(имеется, очевидно, в виду «метаболическая» физиология, — *Э. Т.*) в случае низших позвоночных становится еще тоньше.

Естественно, что у растений, не обладающих, как известно, специализированной нервной тканью, a priory можно рассчитывать на обнаружение только сравнительно простых форм поведения.

Дженнингс (Jennings, 1967) изучал поведение у бактерий, амеб и инфузорий (*Paramecium*). Лёб (1924 : 4), автор «теории тропизмов», в книге о поведении счел возможным вполне определенно заявить, что «... растения обнаруживают те же самые тропизмы, как и животные» и рассматривает многие примеры «тропических» движений растительных организмов.

Однако современные этологи, по крайней мере некоторые из них, не согласны признать за растениями право на поведение. По мнению Детьера и Стеллара (1967 : 10), «изменения, которые мы называем поведением, не являются пассивными; это направленные действия, способствующие выживанию, и они являются обратимыми. Когда дуб наклоняется и раскачивается по ветру, это пассивное действие. Когда растение-паразит повилика вырастает и оплетает другое растение, то это происходит в связи с движениями роста, которые являются необратимыми. Поведение же животных одновременно и активно и обратимо». Нам представляется, что ни один сколько-нибудь опытный ботаник не согласится с этой точкой зрения. Образ жизни большинства растений, прикрепленных к субстрату, далеко не означает их абсолютной пассивности. Нелогично лишать растения и целесообразности в их жизнедеятельности. Как мы попытаемся показать ниже, растениям присущи многие простые и некоторые более сложные формы активных движений. Но ведь именно активные, повторяемые и целесообразные движения составляют основной объем понятия поведения. Решение вопроса о том, поддаются ли этологическому анализу растительные организмы, зависит в значительной степени от ответа на вопрос: каковы доля и значение активных движений в жизни растений?

Хотя среди биологов широко распространено представление о высокой степени неподвижности растений, это представление оказывается в значительной мере ложным, если мы примем во внимание исключительно низкую скорость осуществления этих движений и в то же время их значение для выживания особи, популяции, вида.

Ч. Дарвин (1908, 3 : 100) писал: «Часто высказывается неточное утверждение, что растения отличаются от животных отсутствием способности к движению. Скорее следовало бы сказать, что растения приобретают и проявляют эту способность лишь тогда, когда она приносит им какую-либо выгоду... Рассматривая какое-нибудь из наиболее совершенных растений, лазящих с помощью усиков, мы видим, насколько высоко может подняться растение по органической лестнице. Сначала оно располагает свои усики, готовясь к действию, подобно тому, как полип располагает свои щупальца. Если усик сместится, то на него оказывает воздействие сила тяжести и он приподнимается. Он испытывает влияние света и загибается к нему или от него, или совсем не сообразуется с ним, смотря по тому, что для него наиболее выгодно. В течение нескольких дней усики или междоузлия, или те и другие, самопроизвольно кружатся, двигаясь безостановочно. Усик натыкается на какой-нибудь предмет и быстро обвивает и крепко охватывает его. Спустя несколько часов он сокращается в спираль, подтягивая стебель кверху и образуя превосходную пружину. Теперь все движения прекращаются. Ткани усика, разрастаясь, вскоре становятся удивительно крепкими и долговечными. Усик „сделал свое дело“, и сделал его удивительно хорошо».

И. И. Шмальгаузен (1858) отмечал, что активности даже самых пассивных существ достаточно для осуществления регуляции их взаимоотношений с внешней средой.

Следует упомянуть о взглядах отечественных физиологов на сходство механизмов движения у животных и растений. Это сходство считал весьма вероятным К. А. Тимирязев (1938 : 195). Н. Г. Холодный (1956, 1 : 435)

ставил вопрос о возможности распространения идей Лёба в отношении механизмов двигательных действий животных на двигательные реакции растений.

Л. А. Иванов (1936) указывал, что в тропизмах растений обнаруживается определенное сходство с механизмами раздражения у животных не только в расчленении реакции на три фазы (восприятие, проведение, ответ), но также и в количественных отношениях между раздражителем и реакцией на него.

Как отмечает Бюннинг (Bünning, 1959), физиология процессов раздражения и движения у растений, в общем, проще, чем у животных. Доминирующий механизм у животных — мышечный, но наряду с этим зоологи различают также амебовидные, жгутиковые и ресничные движения. У растений доминируют движения посредством роста и изменения тургора (см. также: Иванов, 1936). Можно думать, что эти различия обусловлены в какой-то мере необходимостью быстрых реакций у животных. Лишь в отдельных случаях (у некоторых хищных растений, таких как *Dionaea, Aldrovanda,* у некоторых мимоз) необходимо развиваются «безнервные» механизмы быстрой реакции.

У животных этологи различают два основных вида активных движений: изменения ориентации и перемещения (локомоции). В процессе эволюции животного мира развились разнообразные формы «скоростных» активных движений, поскольку жизнь большинства животных строится на способности к быстрым перемещениям.

Как обстоит дело с активными движениями в мире растений? Разнообразие активных движений, служащее очевидным свидетельством их высокого значения в жизни живых существ, весьма полно представлено и у растений. Кроме активных, то есть обеспеченных собственными энергетическими ресурсами, ростовых и тургорных движений, среди растений распространены, собственно, такие же способы движений — амебовидное, ресничатое, жгутиковое, что и у многих низших животных.

Активно подвижные организмы амебовидного и особенно монадного строения свойственны целым классам в отделах *Xantophyta, Chrysophyta* и *Chlorophyta*, а также почти всем представителям отделов *Euglenophyta* и *Pyrrophyta*. Активно «ползающее» движение с помощью выделяемой слизи широко распространено у десмидиевых (*Desmidiales*) и диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*).

Подвижные мужские гаметы свойственны подавляющему большинству водорослей, всем мохообразным и всем папоротникообразным. Нельзя обойти вниманием широкое распространение среди водорослей и низших грибов способа расселения и бесполого размножения посредством подвижных клеток — зооспор.

Жизнедеятельность многоклеточных растений основана главным образом на активных движениях посредством ростовых процессов или посредством изменения тургора. Очевидно, у растений, ведущих прикрепленный образ жизни вследствие того, что необходимые им пищевые материалы относительно равномерно распределены в окружающей среде, трудно было бы и ожидать развития таких высокоразвитых способов движения, как мышечное. Однако отмеченное выше различие способов движения у животных и растений имеет большее отношение к обсуждению вопроса об их химизме и механике, но не к вопросу о их значении в жизнедеятельности. Ростовые и тургорные движения также необходимы для растений и также хорошо обеспечивают их существование, как мышечные движения обеспечивают существование животных. Прикрепленный образ жизни растений привел к развитию таких форм движения, которые (в отличие от животных, чья жизнь основана на перемещениях) являются движениями, направленными на изменения пространственного положения органов и частей растений, и в сравнительно небольшой степени растениям необходима способность к активным перемещениям организма в целом. Перемещения частей организма относительно друг друга — основа активных движений у многоклеточных растений.

Чтобы яснее представить себе разнообразие активных движений растений, приведем в сокращенном виде табличку видов и форм этих движений (по: Bünning, 1959).[1]

Автономные движения (движения *Desmidium*; некоторые эпинастии и гипонастии, нутации стеблевых апексов и т. д.).

Движения, обусловленные воздействием света (фототаксис *Euglena*; фототропизм побегов и корней, фототропические реакции листьев, фотонастии и т. д.).

Движения, обусловленные гравитацией (геотаксис одноклеточных растений, геотропизм корней и побегов и т. д.).

Движения, обусловленные прикосновением (тигмотаксисы[2] одноклеточных растений; тигмотропизмы и тигмонастии многих вьющихся растений).

Движения, обусловленные сотрясением (сейсмонастии *Mimosa* и тычинок покрытосеменных).

Движения, обусловленные травмой (травматотропизмы).

Движения, обусловленные химическими раздражителями (хемотаксисы сперматозоидов и мужских бактерий; хемотропизм пыльцевых трубок и мужских гиф; хемотропизм апексов проростков паразитных цветковых растений; хемонастии *Drosera* и т. д.).

Движения, обусловленные влиянием температуры (термонастии и термотропизмы).

Движения, обусловленные действием увлажнения (гидротропизмы побегов и листьев).

Движения, обусловленные воздействием электричества (гальванотаксисы, гальванотропизмы и гальванонастии).

Являются ли активные движения растений направленными (целесообразными)? Очень наглядным образом целенаправленность активных движений растений может быть продемонстрирована на примерах «свободных» движений (по типу таксисов) у низших растений. Среди вольвоксовых (порядок *Volvocales*) можно наблюдать как бы эволюционный ряд от одноклеточных к колониальным формам жизни (хламидомонада, пандорина, эудорина, вольвокс) и при этом, за исключением редких периодов, связанных с теми или иными особенностями бесполого размножения, все эти растения демонстрируют яркие примеры целенаправленных и обратимых (т. е. способных повторяться) активных движений, осуществляемых при помощи жгутиков. Наиболее ясно целенаправленность проявляется здесь в процессах взаимного или одностороннего (со стороны представителей «мужского» пола) поиска партнеров для оплодотворения. Интересно также то, что и сама способность к активным движениям проявляется лишь при подходящих условиях. Так, обычно одноклеточная, свободно передвигающаяся в воде при помощи пары жгутиков хламидомонада при росте на твердом субстрате во влажной

---

[1] Классификацию ростовых и тургорных движений мы даем по сводке Бюннинга (1959). Бюннинг считает, что вместо названий основных способов движений «нутационные» и «вариационные» (предложенных в свое время Пфеффером) точнее и правильнее говорить о ростовых и тургорных движениях. Таксисы, по Бюннингу, — свободные перемещения под влиянием местных раздражителей. При этом различают «положительные» и «отрицательные» таксисы. В тропизмах можно говорить об изменении направления роста под влиянием внешнего раздражителя (когда изменения в направлении роста происходят без внешней индукции, говорят о нутациях). При этом Бюннинг считает, что тропические движения аналогичны по своей сущности топотактическим реакциям (о топических реакциях говорят при отчетливых ориентациях движений в отношении индуктора; когда же индуктор лишь «включает» движение, но не канализирует его, говорят о фобических реакциях). Фоботактическим реакциям аналогичны настические движения, при которых направление движений задается строением органа, тогда как индуктор «включает» движения. Тропизмы обычно основаны на явлениях роста, настии — на изменениях тургорного давления.

[2] Приставка «тигмо» означает в данном случае движения, обусловленные влиянием прикасания к какому-либо субстрату.

среде образует временные колонии, клетки которых жгутиков не имеют и не способны к активным движениям.

Активный поиск сперматозоидом при посредстве жгутиков женской половой клетки или органа характерен для многих споровых растений, у которых яйцеклетка прикреплена, например для водорослей (*Fucus*, *Chara* и многих других), для всех мохообразных и папоротникообразных. Все эти движения могут быть отнесены к активным, положительно-хемотактическим, целесообразным и повторяемым действиям. Во всех перечисленных выше случаях можно различать вполне определенно пищевые или репродуктивные цели движений.

А. Винчестер (1967 : 37) так описывает активные амебоидные движения грибов-слизевиков (*Myxomycophyta*): «это удивительная группа организмов; временами они похожи на животных и ведут себя как животные, а временами проявляют все свойства растений. Тело слизевика, плазмодий, представляет собой голую протоплазму, способную к активному амебоидному движению. Плазмодий избегает света и поэтому его можно увидеть только ранним утром; днем он прячется под корой старых гниющих пней или в гниющих листьях. В этом состоянии плазмодий напоминает животный организм. Однако в период размножения плазмодий выползает на свет и чистый воздух. Здесь он подсыхает, на сухой пленке вырастает масса спорангиев, и каждый спорангий вырабатывает тысячи спор. Споры переносятся ветром в новые места и из них вырастают новые «слизевики». Морфологи (Синнот, 1963) и специалисты-физиологи (Bünning, 1959, и др.) определенно признают возможность активных хемотактических (следовательно, направленных) движений для больших групп миксобактерий и миксомицетов.

Более сложны для анализа ростовые и тургорные движения. Однако и здесь их целесообразность (направленность), а во многих случаях и повторяемость (обратимость в смысле Детьера и Стеллара) достаточно очевидна. Рассмотрим некоторые примеры. Ростовые движения по типу нутаций (спиральных «автоматических» движений верхушек растущих органов, осуществляемых вследствие неравномерного роста клеток и неравномерного ритма клеточных делений в разных частях апекса) наиболее широко представлены в мире растений. Они свойственны побегам, корням, цветоносам, листьям, колеоптиле, усикам, столонам высших растений, спорангиеносцам некоторых низших растений. Наиболее ярко выражены нутационные движения у вьющихся растений. Ч. Дарвин (1908, 3 : 108) отмечал, что нутация и другие формы движения вьющихся растений «находятся в явном соответствии с их нуждами». По мнению Дарвина, именно из нутаций развились движения по типу тропизмов и настий. Нутационные движения являются основой для поиска наилучшего положения в среде, воздушной или почвенной, что может стоять в связи как с лучшим использованием пищевого субстрата (нутации корней, иногда стеблей и листьев), так и с поиском опоры и закрепления на ней (у большинства лианных форм).

В отдельных случаях (*Cuscuta*) эти задачи совпадают — поиск опоры включает в себя обычно и задачу поиска и освоения питающего субстрата. Рассмотрим пример с повиликой более подробно. У повилики корни вообще не образуются (Haccius u. Troll, 1961). Энергичный положительно геотопотропный рост нижней части стебля, осуществляемый за счет растяжения клеток, приводит к закреплению проростка на исходном субстрате (почва, кора дерева). Широкие нутационные движения стеблевого апекса позволяют повилике в поиске растения-хозяина удерживать под своим контролем в течение нескольких дней площадь до 30 см². «Нащупав» стебель соседнего растения, побег повилики за 1—2 часа несколько раз обвивает его (тигмотропизм), и вскоре в местах контакта происходит образование корнеподобных гаусториальных органов, служащих для внедрения в ткани растения-хозяина. Встреча с неподходящим пищевым субстратом не ведет к немедленной гибели паразита. Мобилизуя резервы отмирающей базальной части побега, апекс стебля

повилики обнаруживает способность к новому этапу поиска нового питающего субстрата (растения-хозяина). При этом тигмотропизм вновь сменяется свободными нутационными движениями, что наряду с возможным проявлением хемотропности апекса побега приводит к способности необычно «широкого» обзора и контроля окружающего пространства. Направленность и обратимость сложной серии движений проростка повилики, по-видимому, достаточно очевидны.

Тропизмы — направленные ростовые движения органов растений, происходящие в результате воздействия локализованных физических, химических, термических и других раздражителей (БСЭ, 1952, 2-е изд., т. 13). Знак тропизма может изменяться в процессе онтогенетического развития растений, вследствие чего одни и те же органы растения в разное (онтогенетическое) время могут выполнять различные функции. Так, например, у стелющейся *Linaria cymbalaria* генеративные побеги в период цветения растут таким образом, чтобы расположить цветки в освещенных и свободных от присутствия других растений участках припочвенной воздушной среды (положительный фототропизм, слабый отрицательный геотропизм), но затем эти же побеги «откладывают» плоды в расщелины скалы, на которой обитает растение (отрицательный фототропизм, положительный геотропизм) (Кернер, 1901, I).

У высокоспециализированных паразитных цветковых растений положительный геотропизм корней сменился в процессе эволюции положительным хемотропизмом проростка, стимулируемым выделениями из корней растений-хозяев.

Вследствие недостаточного внимания к изучению движений у растений, вследствие медленного темпа этих движений и как бы их «незаметности» — мы обычно не в состоянии представить себе действительную эффективность таких движений.

Нам представляется, что активность и направленность (целесообразность) двигательных акций растений достаточно ясна из изложенного выше.

Детьер и Стеллар (1967), помимо активности и целесообразности придают большое значение, как мы уже видели, свойству «обратимости» двигательных акций в поведении. По их мнению, ростовые движения растений являются необратимыми, тогда как поведение животных одновременно и активно и обратимо.

Строго говоря, по отношению к двигательным действиям живых существ правильнее говорить о их повторяемости, а не об обратимости. Именно это свойство имел в виду Ферпланк (Verplanck, 1957), когда говорил о поведении как о той части деятельности животных, которая может быть опознана в повторениях и классифицирована наблюдателем. У растений способность к повторению ростовых движений (например, корней или стеблей) хорошо обеспечена развитием дублирующих (гомологичных или гомопластичных) органов. «Дублирование» основных структур гомологичными или гомопластичными, или же теми и другими структурами вместе — обычное явление у растений.

Растениям свойственна способность к повторениям движений и посредством одного и того же органа в ростовых движениях — тропизмах. Как отметил А. Кернер (1901, т. I : 769), «к замечательным проявлениям жизни у растений принадлежат также разнообразные изгибы, закручивания и другие движения, производимые растущими корнями. Очевидно, каждый корень намечает себе известную цель, держится при этом определенного направления и старается извлечь выгоды, связанные с достижением цели, при наивозможно меньшей затрате труда. Обыкновенной целью, к которой стремятся растущие корни, является достижение наиболее удобной для них части почвы...». Заметим при этом, что способность корней обходить препятствия на пути к «цели» как раз и является прекрасным примером повторимости тропических движений.

Но если даже говорить только об «обратимости» свободных движений в том смысле, как это предлагают Детьер и Стеллар (1967), такого рода «обратимость» также широко представлена в активных «свободных» движениях растений. «Обратимость» (повторяемость) настических, например, движений очевидна уже из самого характера этих движений.

Настические движения являются наиболее очевидными и яркими примерами значения повторяемости активных движений в жизнедеятельности растений. Различают фотонастии — движения листьев и лепестков в ответ

на изменения интенсивности освещения (подснежник, кувшинки, одуванчик); термонастии — движения лепестков в ответ на изменение температуры (шафран, тюльпан); сейсмонастии — движения листьев или тычинок в ответ на прикосновение (барбарис, некоторые насекомоядные растения, «стыдливая мимоза» и др.); никтинастии — движение частей растения в связи со сменой дня и ночи, под воздействием комплекса факторов (свет, температура, влажность). Чаще всего настические движения в цветках зависят от особенностей поведения насекомых — опылителей. Почти все виды настических движений обретают свой смысл не только в осуществлении этих движений, но и в способности к их повторению.

Основной вывод, который следует из наших рассуждений, тот, что растения в полной мере способны к осуществлению активных, целенаправленных и повторяемых действий, необходимых для поддержания жизни и осуществления репродукции. И таким образом, растения в той же мере, что и животные, поддаются этологическому анализу.

Учитывая это, было бы полезно, по нашему мнению, использовать этологические понятия, в частности понятие «поведение» и при описании жизнедеятельности растений и в исследованиях по эволюции растений, поскольку очевидно, что общность «языка» зоологов и ботаников способна в значительной мере улучшить их взаимопонимание, что особенно важно при разработке эволюционных проблем.

Основная трудность в использовании этологической терминологии в ботанике заключается в том, что весьма значительная часть этологической терминологии относится к процессам внутриорганизменной регуляции поведенческих актов и создана на основе изучения высших животных организмов (см.: Verplank, 1957).

То главное, что мы хотели бы подчеркнуть в настоящей статье, состоит в попытке подкрепить примерами из мира растений представления Майра (1960 г., 1968) и некоторых других зоологов о регулирующей роли поведения в морфологической эволюции, в эволюции структурного аспекта биологической организации.

Современная эволюционная теория все ближе подходит к выводу, что все особенности организации являются адаптивными и существуют, пока и поскольку их существование поддерживается естественным отбором. Биологическая литература, отмечает Майр (1968), изобилует примерами, свидетельствующими о непрерывном возникновении новых черт образа жизни в природных популяциях. Если новый тип поведения увеличивает приспособленность к существованию при тех или иных особенностях среды, то отбор будет благоприятствовать ему и, следовательно, всем генам (мутациям), участвующим в повышении его действенности. Миллер (Miller, 1950) показал, что естественный отбор все более благоприятствовал укреплению плюсны, пальцев и увеличению изогнутости клюва у пересмешников из рода Taxostoma, по мере того как различные виды становились все более наземными и все более и более приспосабливались к разгребанию земли и использованию клюва для ворошения опавших листьев. «Известно много птиц, — пишет Майр (1968 : 479), — способных поднимать затылочные перья, но лишь у некоторых из них на этом месте развился удлиненный хохолок. Однако нет таких птиц, которые бы обладали развитым хохолком и не были бы способны поднимать его. Этот принцип легче всего продемонстрировать на различных особенностях брачного поведения птиц [см. также работы Лоренца и Н. Тинбергена, — *Э. Т.*], развитие которых сопровождается накоплением морфологических признаков, делающих ухаживание более заметным и стимулирующим». Майр отмечает далее, что в рамки такого объяснения укладываются и все поразительные приспособления паразитов симбионтов. Говоря о механизме подобных взаимоотношений, Майр считает, что любой адаптивный комплекс можно интерпретировать в терминах равновесия между различными давлениями естественного отбора.

Экологическая ситуация, воздействующая на саму возможность или «качество» осуществления репродукции, т. е. определяющая характер

(направление) действия (давления) естественного отбора, складывается из различных абиотических и биотических факторов среды и, далеко не в последнюю очередь, из действия самих организмов, подвергающихся влиянию естественного отбора. Целенаправленные действия организмов, т. е. их поведение, весьма существенный компонент экологии этих организмов, т. е. компонент, определяющий особенности их взаимоотношений со средой. Часто, если не всегда, именно поведение определяет прежде других факторов экологическую ситуацию, складывающуюся на фоне тех или других окружающих условий. Отсюда может быть понята роль поведения и значения его в действии естественного отбора. Структура в сущности как бы закрепляет «устоявшиеся» особенности поведения, хотя несомненно, что наряду с признаками, соответствующими особенностям поведения, мы найдем и признаки, соответствующие другим стабильным особенностям экологической ниши.

Значение деятельности особи в создании «экологической ниши» бывает столь велико, что иногда определение этого понятия целиком или почти целиком сводится к определению образа жизни (Эрлих, Холмс, 1966).

Можно думать, что поведение — это та самая активность особи в эволюции, которую так ярко, но к сожалению недостаточно точно, обрисовал в одной из своих последних работ И. И. Шмальгаузен (1958).

Может быть наиболее ярко информативная роль поведения в эволюции проявляет себя в процессах редукции нефункционирующих структур и в удивительной целенаправленности действий «омертвевших» структур созревшего растения (например, в разбрасывании семян сухими плодами, в разбрасывании спор из созревших спорангиев, в перемещениях созревших зерновок некоторых злаков и т. п.). Эти довольно сложные движения основаны на изменении мертвых органических структур, в которых нет и намека на присутствие метаболических процессов.

Расмотрим, в заключение, несколько примеров взаимодействия поведения и структуры в эволюции паразитных покрытосеменных растений.

Вторичное политопное и полихронное происхождение паразитизма среди покрытосеменных очевидно из характера распространения паразитных видов, родов и семейств среди цветковых растений и из самого факта их паразитизма на покрытосеменных же. Однако наиболее, пожалуй, веский довод в пользу вторичности их происхождения заключается в том, что к чужеядности переходят растения, обладающие габитусом и организацией (морфологией, строением, метаболизмом), типичными для автотрофных растений. Именно автотрофный облик слабоспециализированных паразитных растений утверждает нас в мысли, что происходит постепенное выделение чужеядных растений из массы автотрофных и нет примеров, иллюстрирующих противоположный ход эволюционного процесса. Заметим, в этой связи, что примеры «перехода» от паразитизма к автотрофному образу жизни, упомянутые в работе К. И. Скрябина (1923), не кажутся нам поэтому убедительными.

Известны успешные опыты Мак-Дугола (Mac Dougal, 1911) по искусственно вызываемой чужеядности у автотрофных растений, которые также показывают, что паразитизм может быть осуществлен на основе автотрофной структуры и метаболизма автотрофного растения. Факультативно-паразитные (например, *Odontites verna, Euphrasia minima*) и слабо специализированные облигатно-паразитные зеленые растения (например, виды *Rhinanthus, Bartsia* и др.), за исключением преобразованных в гаустории корневых апексов, во всех остальных признаках организации спорофита и гаметофитов обнаруживают типичнейшую «автотрофность».

С другой стороны, высокоспециализированные облигатно-паразитные бесхлорофильные растения (например, *Orobanche, Balanophora,* некоторые виды *Striga*), за исключением некоторых специфических структур, обеспечивающих опыление, во всех остальных структурных признаках и в большинстве физиологических особенностей спорофита резко отличаются от родственных растений (например, от родственных автотрофных растений из сем. норичниковых).

Нетрудно заметить, что организация заразих также хорошо приспособлена к осуществлению чужеядности, как организация их автотрофных «родственников» из сем. норичниковых к фотоавтотрофному способу питания. Важно отметить, однако, что морфогенез заразих приспособлен не к паразитизму вообще, но к определенному способу осуществления чужеядности.

Изучение экологии паразитных покрытосеменных растений показало, что у них можно выделить четыре оригинальных способа осуществления чужеядности, иначе говоря, четыре формы пищевого поведения (четыре этологические формы) (Терёхин, 1968,а,б; Терёхин и Никитичева, 1968).

В первой этологической форме (I форма, *Orobanchaceae*) поиск и освоение питающего субстрата (растения-хозяина) осуществляется структурами, происходящими из базальной (радикулярной) области зародыша.

Во второй этологической форме (II форма, *Cuscutaceae*) поиск, внедрение и освоение питающего субстрата (растения-хозяина) осуществляется посредством адвентивных структур, происходящих из стеблевого апекса, хотя в этом случае органы внедрения и чужеядности имеют «корневое», в сущности, эволюционное происхождение, в онтогенезе они возникают как адвентивные образования на стебле и именно в этом состоит главное различие между I и II этологическими формами паразитизма. Обе вышеозначенные группы представлены ксенопаразитными растениями, тогда как две последующие этологические группы представлены аллелопаразитными организмами, паразитирующими на их микоризных грибах (эндотрофные типы микоризных консорциев).

В третьей этологической форме (III форма, *Monotropaceae*), переход цветкового растения к чужеядности происходит в результате внедрения гиф микоризного гриба в ткани базальной области проростка, развивающегося из базальной (радикулярной) области зародыша (фагоцитоз). Напротив, в четвертой этологической форме (IV форма, *Orchidaceae*) переход к чужеядности происходит после внедрения гиф микоризного гриба в ткани базальной области зародыша.

Таким образом, у паразитных покрытосеменных можно различать четыре оригинальных способа пищевого поведения, различия между которыми состоят в неодинаковой последовательности действий, осуществляемых при переходе к чужеядности посредством структур, различных по своему морфогенетическому происхождению, месту и времени образования.

Как показано на рис. 1 (*1*, *2*), способ развития спорофита слабоспециализированной паразитной формы (*Euphrasia*) идентичен способу развития спорофита автотрофного растения (*Veronica*). Способ же развития спорофита высокоспециализированного паразита заразихи (*3*) из той же этологической формы паразитизма резко отличается и от способа развития автотрофного и от развития слабоспециализированного паразитного растения. Сопоставление способа развития спорофита заразихи со способом осуществления чужеядности в первой этологической форме показывает достаточно ясно, что спорофит заразихи очень хорошо приспособлен именно к этому способу пищевого поведения. То же можно сказать и в отношении представителей других этологических форм пищевого поведения (рис. 1, *4, 5, 6*).

Нельзя не прийти отсюда к единственно возможному выводу об обусловленности отмеченных выше эволюционных структурных преобразований именно паразитным образом жизни.

Первичность изменения поведения и вторичность структуры изменений в эволюции можно хорошо проследить на примере структурной эволюции зародыша в сем. норичниковых, в котором представлены как автотрофные, так и паразитные растения разных уровней специализации.

Как можно видеть из рис. 2, переход к чужеядности не влечет за собой немедленного преобразования зародышей. Первые редукционные изменения зародыша появляются намного позже перехода этих растений к паразитному питанию (рис. 2, *4, 5*) и усиливаются постепенно по мере

дальнейшей эволюции в направлении паразитизма (рис. 2, *6, 7, 8*). Важно отметить при этом, что основные особенности того или иного способа чужеядности формируются еще тогда, когда паразитное растение по своему строению и способу развития идентично, в общем, родственным автотрофным растениям (рис. 2, *1, 2, 3*). Так, уже факультативный паразит *Odontites verna* обладает сложившимся способом чужеядного питания. В процессе эволюции происходит постепенная «подгонка» способа развития к способу чужеядности.

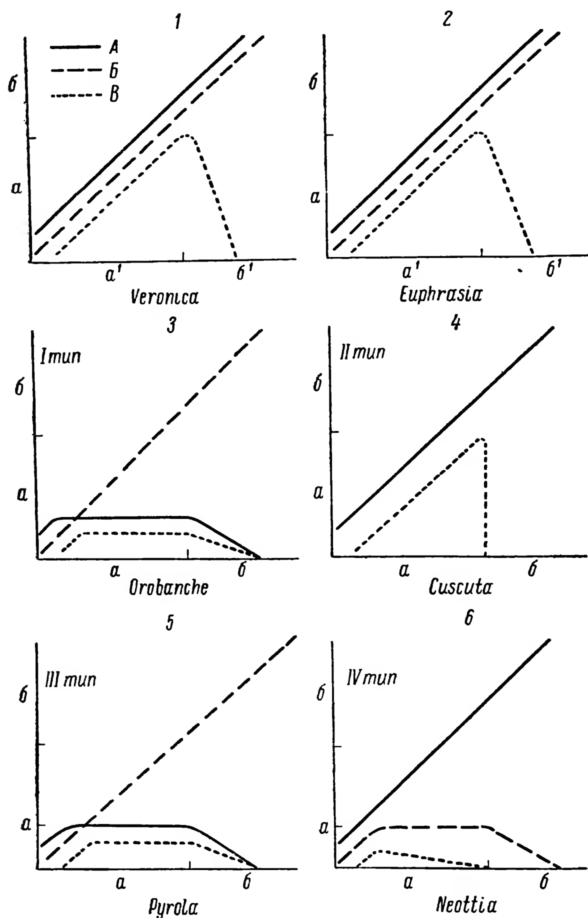


Рис. 1. Основные способы «прямого» и метаморфизованного онтогенетического развития паразитных цветковых растений.

I тип, *Orobanche*; II тип, *Cuscuta*; III тип, *Pyrola*; IV тип, *Neottia*; *а*, $а_1$ — внутрисеменной период развития; *б*, $б_1$ — послесеменной период развития. *На оси абсцисс* — хронология; *на оси ординат* — морфогенез. *А* — развитие апикального полюса зародыша; *Б* — развитие базального полюса зародыша; *В* — развитие эндосперма.

С. Костычев и Е. Цветкова (1920) показали, что слабоспециализированные «зеленые» паразиты из сем. норичниковых получают от своих растений-хозяев только воду и минеральные вещества. Лишь в процессе эволюции происходит постепенное становление структурных и метаболических приспособлений паразита к изъятию органических веществ из тканей и клеток хозяина. Эти данные, в сопоставлении с высказанными выше соображениями о характере эволюционного становления чужеядности, приводят нас к мысли, что первоначально паразитизм (чужеядность) был явлением сугубо экологическим (точнее — этологическим, если понимать этологию, как часть более общего, экологического аспекта жизни). Лишь позднее, в процессе дальнейшей эволюции, паразитизм получает метаболическое и структурное «звучание». Отсюда следует, что физиолого-биохимическое (через физиологическое становление гетеротрофности) истолкование эволюционного происхождения паразитизма сегодня не может быть принято.

Исходя из изложенного выше, становится понятной необходимость изучения экологического и, в частности, этологического аспекта жизнедеятельности растений, выяснение роли поведения в эволюции. Можно думать, что существо эволюционного соотношения этологического и структурного аспектов организации в эволюции состоит в том, что поведение, как более лабильная система, является в эволюции как бы разведчиком, давая естественному отбору информацию о направлении структурных изменений. И здесь находит себе применение «метод проб и ошибок», причем функцию «пробы» как раз и берет на себя поведение. Структурные же преобразования создают морфогенетическую основу новому поведению, новому образу жизни, в том случае, если новое поведение

Способ питания		Verbascum	Odontites verna	Pedicularis, Bartsia	Rhynchocorys orientalis	Lathraea squamaria	Striga orobanchoides		Harveya, Hyobanche
							I тип	II тип	
Автотрофное питание									
Факультативный паразитизм									
Облигатный паразитизм	Хлорофиллоносная стадия эволюции облигатно-паразитных растений								
	Бесхлорофильная стадия эволюции облигатно-паразитных растений								

Рис. 2. Морфологическая эволюция зародышей паразитных норичниковых в связи с переходом к паразитному образу жизни.

1—3 — зародыш в зрелом семени вполне развитый, дифференцированный на радикулу, семядоли, эпикотиль и гипокотиль, васкулярные пучки в семядолях присутствуют; *4* — зародыш в зрелом семени вполне дифференцирован, однако его биомасса значительно уменьшена; *5* — биомасса зародыша в зрелом семени еще меньше, васкулярная ткань в семядолях отсутствует; *6* — зародыш в зрелом семени очень мелкий, семядоли примордиальных бугорков, эпикотиль морфологически не выражен, васкулярная ткань в гипокотиле развита слабо; *7* — зародыш в зрелом семени представлен несколько видоизмененной стадией сердечка, васкулярная ткань в гипокотиле в зачаточном состоянии, семядоли, эпикотиль и радикулярные структуры отсутствуют; *8* — зародыш в зрелом семени представлен немногочисленным глобулярным образованием с полярной гистологической дифференциацией основной ткани, дерматоген дифференцирован. (Порядковые номера зародышей следуют слева вниз направо).

оказывается полезным для популяции, вида. Насколько далеко поведение может «увести» за собой структуру, показывает пример баланофоровых, структурная организация которых настолько глубоко изменилась под воздействием чужеядности, что выходит в некоторых своих признаках за границы класса (Терёхин и Яковлев, 1967).

Автор приносит глубокую благодарность коллегам, взявшим на себя труд просмотреть настоящую работу, за ценные замечания и советы, которые способствовали выяснению многих сложных вопросов в этой, столь трудной сегодня области исследования.

Выводы

1. Анализ активных, целенаправленных действий растительных организмов дает возможность идентифицировать их комплексы с кругом явлений, которые включаются зоологами-этологами в понятие «поведение».

2. Сопряженное изучение эволюции поведения и морфологической эволюции в группе паразитных покрытосеменных растений дает возможность подтвердить представления Э. Майра о первичности поведения и вторичности структурных изменений в эволюции. Характер структурных эволюционных преобразований соответствует характеру изменившегося поведения.

3. Соответствие «рисунка» редукционных явлений в морфологической эволюции зародыша паразитных покрытосеменных этологическому способу осуществления чужеядности доказывает адаптивность редукционных явлений.

4. Поведение в рассмотренных случаях регулирует эволюционные структурные изменения, воздействуя на направление естественного отбора участием в создании конкретной экологической ситуации.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1970). Проблема поведения на клеточном уровне (цитоэтология). Усп. соврем. биологии, 69, 2. — Амосов Н. (1969). Разум глазами кибернетики. Неделя, 13 (473). — Боровских В. М. (1936). Психическая деятельность животных. — Б. С. Э. (1952). Движение у растений, Б. С. Э., 13 : 463—465. — Вагнер В. (1910). Биологические основания сравнительной психологии, 1. — Винчестер А. (1967). Основы современной биологии. — Дарвин Ч. (1908). Собрание сочинений, 3. — Дембовский Я. (1959). Психология животных. — Детьер В. и Э. Стеллар. (1967). Поведение животных. Его эволюционные и нейрологические основы. — Иванов Л. А. (1936). Физиология растений. — Кернер А. (1901). Жизнь растений, 1. — Костычев С. и Е. Цветкова. (1920). Вопросы питания зеленых паразитов. Журн. Русск. бот. общ., 5, 21. — Лёб Ж. (1924). Вынужденные движения, тропизмы и поведение животных. — Майр Э. (1968). Зоологический вид и эволюция. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Скрябин К. И. (1923). Паразитизм и симбиоз. — Терёхин Э. С. (1968а). Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений-паразитов. ДАН СССР, 178, 4. — Терёхин Э. С. (1968б). К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных растений. В сб.: Морфология высших растений. — Терёхин Э. С. и М. С. Яковлев. (1967). Эмбриология *Balanophoraceae* (к вопросу о гомологиях цветка *Balanophora*). Бот. журн., 52, 6. — Терёхин Э. С. и З. И. Никитичева. (1968). Постсеменное развитие паразитных *Angiosperma*. I. Метаморфоз. Бот. журн., 53, 1. — Терёхин Э. С. и О. П. Камелина. (1969). Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции). Бот. журн., 54, 5. — Тимирязев К. А. (1938). Жизнь растения. — Тинберген Н. (1969). Поведение животных. — Фабри К. Э. (1967). О некоторых основных вопросах этологии. Бюлл. МОИП, 72, 5. — Холодный Н. Г. (1956). Избранные труды, 1. — Шмальгаузен И. И. (1958). Контроль и регуляция в эволюции. Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 5. — Эшби У. Р. (1959). Введение в кибернетику. — Эшби У. Р. (1964). Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения. — Эрлих П. и Р. Холм. (1966). Процесс эволюции. — Bünning E. (1959). Einführung und Übersicht. Allgemeine Gesetze und Phänomene der pflanzlichen Bewegungsphysiology. In «Enciclopedia in plant physiology», 17, 1. — Cloudsley-Thompson I. L. (1960). Animal behaviour. — Haccius B. u. W. Troll. (1961). Über die sogennanten Wurzel-haare und die Keimpflanzen von *Drosera* und *Cuscuta* Arten. Beitr. Biol. Pflanzen, 36, 1. — Jennings H. S. (1931). Behavior of the Lower Organisms. — Lenchoff H. M. (1968). Behavior, Hormones and Hydra. Science, 161, 3840. — Miller A. H. (1950). Some ecologic and morphologic considerations in the evolution of higher taxonomic categories. Ornithol. biol.

Wiss., Feschriftzum, 60 : 84—88. — Manning A. (1967). An introduction to animal behavior. — Mayr E. (1960). The emergence of evolutionary novelties. In s. Tax. ed. The Evolution of life: 349—380. — D. T. Mac-Dougal (1911). An attempted analysis of parasitism. Bot. Gaz., 52 : 249—260. — Simpson G. G. (1958). The study of evolution: methods and present status of theory. In the book: Behavior and evolution : 7—26. — Verplanck W. S. (1957). A glossary of some terms used in the objective science of behavior. Psychological Review, 64, 6, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 VIII 1970).

SUMMARY

The article discusses the contents of the concept «behavior» in the volume and aspects zoologists-ethologists use it. In the author's oppinion differences in levels of functional activity and in mechanisms of motion do not appear to be principal obstacles in description of life activities of plants in ethological (behaviorial) terms. The article considers the main types of active, aimed and reversible (repeated) movements of plants, their mechanisms and factors causing them.

The author comes to conclusion of the usefullness of functional activity description in animals and plants in common ethological terms.

The necessity for paying more attention to the cybernetical (informational) aspect of behavior is stressed.

The article deals with the problem of correlation between changes in behavior and in structure in evolution using the example of evolution of parasitic flowering plants.

The author shares the conclusion of zoologists-ethologists (Mair and others) that behavior is a factor, regulating the direction of morphological evolution.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 681.1/.4.0001.2 : 581.43

Н. С. Данилова и Ю. В. Ласточкин

ПРИБОР ДЛЯ РАЗДЕЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ АПИКАЛЬНОЙ И БАЗАЛЬНОЙ ЧАСТЕЙ КОРНЯ В СВЯЗИ С СОСТАВОМ ОКРУЖАЮЩЕГО КОРЕНЬ РАСТВОРА

С 3 рисунками

N. S. DANILOVA AND YU. V. LASTOCHKIN. A DEVICE FOR SEPARATE STUDIES OF APICAL AND BASAL PARTS OF ROOT IN CONNECTION WITH THE COMPOSITION OF SOLUTION SURROUNDING IT

Современные представления о биохимической и функциональной разнокачественности клеток корня разного возраста (см.: Обручева, 1965; Потапов, 1967) заставляют по-новому подойти к вопросу о различиях в реакциях этих клеток на условия среды. Среди этих условий важнейшим является состав окружающего корень раствора.

Различия клеток корня разного возраста проявляются как в их чувствительности к условиям среды, так и в их участии в ответных реакциях корня на эти условия. Такая постановка вопроса важна при изучении физиологии корня в связи с вопросами питания растений и в исследованиях возрастной изменчивости клеток и тканей на примере корня — органа с четким пространственным разграничением разновозрастных зон.

Изучение раздельного влияния факторов внешней среды (минеральных солей, физиологически активных веществ, условий аэрации и т. д.) на разные зоны корня требует умения расчленить корень на разновозрастные зоны, не травмируя растение.

Мы предлагаем прибор для изоляции определенного участка корня живого, нормально функционирующего растения. В отличие от потометров (Krámer, 1956) в нашем приборе изолируется растущая часть корня, включая самый кончик.

Прибор состоит из двух сосудов: внешнего и внутреннего (рис. 1). В качестве внешнего сосуда можно использовать батарейные стаканы или вегетационные сосуды емкостью 1—3 литра. Объем и высота внутреннего сосудика определяются целью и продолжительностью эксперимента и интенсивностью роста корня. Размеры внутреннего сосудика, использованного нами в работе с проростками кукурузы, приведены на рис. 2. Внешний и внутренний сосуды наполняются растворами разного состава. Внутренний сосудик отделяется от внешнего плотно надетой на него резиновой пленкой, препятствующей смешиванию растворов в этих сосудах.[1]

[1] В качестве резиновой пленки мы использовали медицинские напалечники. При надевании их необходимо следить за тем, чтобы во внутреннем сосудике не образовывались воздушные пузыри.

Во время опыта базальная часть корня омывается раствором, находящимся во внешнем сосуде, а апикальная часть изолируется во внутреннем сосудике. Проросток закрепляется у основания корня в пробковом поплавке толщиной в несколько миллиметров, плавающем на поверхности питательного раствора во внешнем сосуде. Внутренний сосудик располагается на определенной глубине, которая зависит от длины части корня, находящейся во внешнем сосуде.

Для введения апикальной части корня во внутренний сосудик в пленке делается маленькое круглое отверстие, в которое вставляется корень. Это отверстие мы пробивали стальной трубочкой с заостренными краями с внутренним диаметром 0.8—1 мм. В опытах с корнями, диаметр которых равен 1 мм или несколько больше, такой диаметр трубочки удовлетворял требованиям опыта: отверстие в пленке не зажимало корень и не препятствовало скольжению по корню; в то же время такой размер его предотвращал взаимное проникновение растворов. Отсутствие их смешивания было доказано колориметрированием одного раствора после добавления метиленовой сини к другому раствору.

Прибор позволяет произвольно изменять состав растворов в ходе опыта. Питание кончика корня во внутреннем сосудике производится по принципу проточных культур (Соколов и др., 1938; Журбицкий, 1968). Внутренний сосудик имеет два отверстия: через верхнее отверстие раствор поступает из бутыли, из нижнего он вытекает.

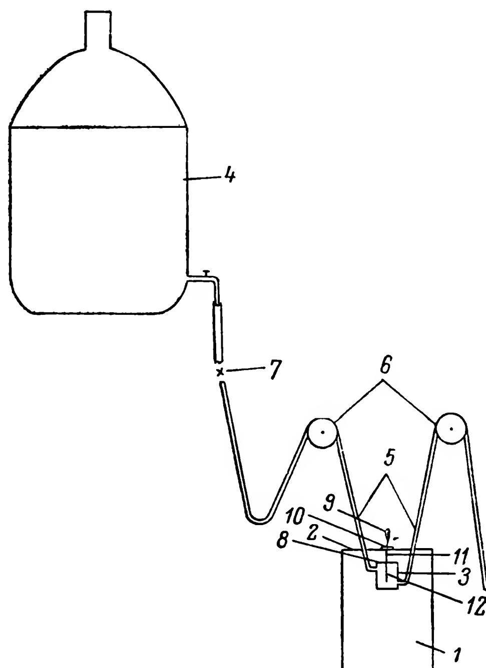


Рис. 1. Общий вид заряженного прибора (схема).

1 — внешний сосуд; 2 — уровень раствора А во внешнем сосуде; 3 — внутренний сосудик; 4 — резервуар с раствором В для внутреннего сосудика; 5 — шланги-подвески; 6 — блоки; 7 — место введения распределительного сосуда; 8 — резиновая пленка, разделяющая растворы А и В; 9 — проросток; 10 — поплавок; 11 — базальная часть корня; 12 — апикальная часть корня.

Благодаря проточной культуре для апикальной части корня, несмотря на маленький объем внутреннего сосудика, создаются такие же благоприятные условия питания и аэрации, как и для базальной части корня в большом внешнем сосуде. Шланги, подведенные к внутреннему сосудику, одновременно служат для него подвесками.

Физиологическое обоснование величины изолируемой апикальной части корня довольно трудно. Эта трудность связана с быстротой возрастных изменений в апикальной части корня. Поэтому вопрос о величине изолируемой апикальной части корня может решаться двояко: 1) можно стремиться сохранять постоянной в течение опыта величину изолированной апикальной части корня; 2) можно сохранять постоянной величину базальной части корня, находящейся во внешнем сосуде.

По мере роста корня его растущая часть перемещается в пространстве, поэтому для сохранения постоянной длины отрезка корня, находящегося в маленьком сосудике (например, длины растущей части — меристемы и зоны растяжения), необходимо добиться того, чтобы на протяжении опыта сосудик перемещался в пространстве параллельно, одновременно и с той же скоростью, что и кончик корня (т. е. со скоростью роста корня). В нескольких пробных опытах мы попытались добиться автоматического перемещения сосудика силой растущего корня. С этой

целью внутри сосудика была сделана вогнутая подставочка (рис. 2), в которую упирался кончик корня. Предполагалось, что растущий корень, упираясь в подставочку, будет толкать сосудик вниз, обеспечивая сползание пленки сосудика вдоль растущего корня со скоростью, равной скорости роста корня.

Основное сопротивление перемещению внутреннего сосудика оказывают шланги, на которых он подвешен. Для уменьшения сопротивления шланги были переброшены через блоки. Несмотря на эти меры, нам не удалось использовать корень в качестве толкающего органа — корень огибал подставочку и, обойдя, таким образом, препятствие, рос вертикально вниз, спускаясь рядом с подставочкой. Отрицательный тигмотропизм корня оказался сильнее его положительного геотропизма. Следовательно, перемещать сосудик необходимо за счет внешних сил — с помощью

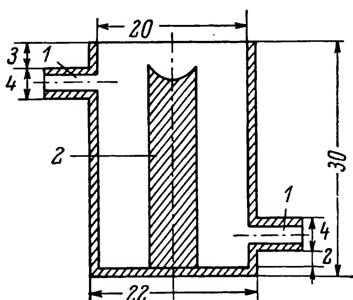


Рис. 2. Внутренний сосудик прибора с подставочкой для толкания (вертикальный разрез).

1 — отверстия для протекающего раствора; *2* — подставочка для растущего корня.

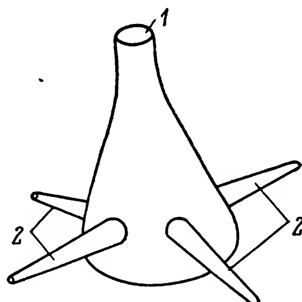


Рис. 3. Распределительный сосуд для раствора во внутренних сосудиках.

1 — вводное отверстие; *2* — выводные патрубки.

микрометрического винта, соединенного с внутренним сосудиком, контролируя положение кончика корня катетометром; в более грубых опытах перемещать сосудик можно вручную через определенные промежутки времени (через 6—12 часов), контролируя длину кончика корня с помощью линейки, жестко закрепленной внутри сосудика (точность измерений ± 1—2 мм).

Решение второй задачи — сохранения в течение опыта постоянной длины базальной части корня — не представляет трудностей. Для получения прямых корней необходимой длины нужно заранее определить высоту внутреннего сосудика, исходя из интенсивности роста корня и продолжительности опыта.

Применение нескольких повторностей в одном варианте опыта приводит к необходимости ввести в прибор распределительный сосуд с горизонтальными выводными патрубками, число которых равно числу повторностей (рис. 3). Объем этого сосуда около 150 мл. Через этот сосуд проходит раствор для внутренних сосудиков. Даже небольшие различия в диаметрах выводных отверстий распределительного прибора, неизбежные при кустарном изготовлении его, приводят к заметным расхождениям в скорости протекания раствора через отдельные внутренние сосудики. Выравнивание расходования раствора сосудиками достигается с помощью винтовых зажимов, установленных на подводящих шлангах. В наших опытах расход питательного раствора на один сосудик составлял 4—5 л в сутки.

Описываемый прибор дает возможносоть ставить эксперименты по четырем основным, исходным, схемам (табл. 1) в зависимости от цели опыта.

ТАБЛИЦА 1

Основные схемы опытов

Части корня	Схемы							
	I		II		III		IV	
	варианты							
	1	2	1	2	1	2	1	2
Основание	A*	A	A	B	B	A	B	B
Верхушка	A	B	A	A	B	B	B	A

Различные сочетания основных схем позволяют воздействовать изучаемым фактором на апикальную или базальную части корня на фоне его непосредственного влияния на корень в целом. Наиболее полную информацию о влиянии того или иного фактора на базальную или апикальную части корня при варьировании его непосредственного действия на корень в целом можно получить при одновременном использовании всех четырех схем опыта. При этом число вариантов опыта можно сократить за счет вариантов, повторяющихся в разных схемах. Тогда простейшей схемой опыта, дающей максимальную информацию при использовании описываемого прибора, будет перекрестная схема с двумя контрольными вариантами. В качестве контроля следует использовать корни, подвергнутые той же процедуре изоляции верхушечной части, но соприкасающиеся обеими частями с одним и тем же раствором. Такая схема опыта показана в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Перекрестная схема опыта

Части корня	Варианты			
	I	II	I	II
Основание	A	B	A	B
Верхушка	B	A	A	B

Каждую основную схему можно разнообразить в ходе опыта, меняя в зависимости от его цели состав растворов как во внешнем, так и во внутреннем сосудах прибора. В экспериментах с использованием описываемого прибора возможности варьирования на базе приведенных выше основных схем чрезвычайно велики.

Авторы глубоко признательны А. С. Данилову и Ю. Д. Поскачееву за помощь в работе и консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Журбицкий З. И. (1968). Теория и практика вегетационного метода. — Обручева Н. В. (1965). Физиология растущих клеток корня. — Потапов Н. Г. (1967). Основные закономерности поглощения минеральных веществ корневой системой. Физиология сельскохозяйственных растений, 2. — Соколов А. В., А. И. Ахромейко, В. Н. Панфилова. (1938). Вегетационный метод. — Kramer P. J. (1956). Roots as absorbing organs. Handbuch Pflanzenphysiol., 3.

Институт физиологии растений
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 2 XII 1970).

* Индексы A и B обозначают растворы разного состава, один из которых опытный, другой — контрольный.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК (116.3)582.35 (571.1/.5)

В. А. Самылина

BIRISIA — НОВЫЙ РОД МЕЛОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ СИБИРИ

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

V. A. SAMYLINA. *BIRISIA* — NEW GENUS OF CRETACEOUS FERNS OF SIBERIA

По спороносным и стерильным листьям из ряда местонахождений в бассейне р. Колымы и на Охотском побережье описан новый род папоротников — *Birisia*, который сближается с сем. *Dicksoniaceae*. В состав нового рода входит четыре вида: *B. acutata* Samyl. sp. n., *B. alata* (Pryn.) Samyl. comb. n., *B. ochotica* Samyl. sp. n. и *B. onychioides* (Vassilevsk. et Kara-Murza) Samyl. comb. n.

В меловых отложениях Сибири нередко встречаются отпечатки папоротников со спороношением типа *Coniopteris*, у которых стерильные перышки не являются, однако, типично сфеноптероидными и несут некоторые признаки пекоптероидных папоротников. К таким папоротникам относится, в частности, широко распространенный в верхней части нижнемеловых отложений Восточной Сибири *Coniopteris onychioides* Vassilevsk. et Kara-Mursa. В еще большей степени пекоптероидные признаки выражены у *Cladophlebidium alatum* Pryn., обладающего аналогичными фертильными перьями. Новые сборы сходных листьев из меловых отложений р. Армань (Охотское побережье) заставили меня снова обратиться к папоротникам такого типа. Просмотр большого количества материала с бассейнов рек Лены и Колымы и с Охотского побережья привел к необходимости выделить новый род ископаемых папоротников — *Birisia*. По характеру спороносных перьев он сближается с сем. *Dicksoniaceae*. Ниже приводится описание нового рода. В него включено четыре вида, из них два новых — *Birisia acutata* и *B. ochotica*. Кроме них, в этот род переводятся *Cladophlebidium alatum* Pryn. и *Coniopteris onychioides* Vassilevsk. et Kara-Mursa. Самым молодым из названных видов является *Birisia ochotica*. Типовой материал этого вида происходит из бассейна р. Армань и входит в состав флористического комплекса, который включает в себя как ранне-, так и позднемеловые элементы. Точная датировка этого флористического комплекса в настоящее время затруднительна. Он может быть и позднеальбским, и раннесеноманским. Остальные виды *Birisia* происходят из заведомо нижнемеловых отложений, преимущественно верхней их половины. Материал, описанный в данной статье, в большинстве своем был собран мною в течение ряда лет в бассейне р. Колымы (р. Зырянка, Балыгычан-Сугойское междуречье) и на реках Армань и Хасын (Охотское побережье) при участии и помощи геологов Г. Г. Попова, С. И. Филатова, Ю. Г. Кобылянского. Всем им автор приносит свою благодарность. Упоминающиеся в статье коллекции хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института АН СССР.

Папоротники, сближаемые с сем. DICKSONIACEAE Presl, 1836

Род BIRISIA SAMYLINA gen. n.[1]

Типовой вид — *Cladophlebidium alatum* Pryn.; нижний мел, Северо-Восток СССР, р. Зырянка.

Диагноз. Листья крупные, по крайней мере триждыперистые; стержни перьев ребристые. Перышки сильно варьируют по форме и размерам в зависимости от положения на листе. В верхней дваждыперистой части листа перышки удлиненные, линейные или линейно-ланцетные, с низбегающим нижним краем, цельнокрайние или зубчатые. Постепенно сверху вниз надрезанность края перышек увеличивается, зубцы превращаются в лопасти, а последние в самостоятельные перышки, в результате чего лист становится триждыперистым. Перышки в триждыперистой части листа гораздо более мелкие и относительно более короткие, чем в дваждыперистой части. На всех участках листа перышки прикрепляются к стержню пера наклонно, а нижнее базальное перышко низбегает на стержень листа предыдущего порядка или сидит непосредственно на нем. Жилкование перышек перистое. Боковые жилки довольно редкие, простые, или один раз дихотомирующие. В основании конечных перьев перышки верхнего ряда крупнее соответствующих перышек нижнего ряда. Спороношение кониоптероидного типа.

Сравнение. По строению и расположению спорангиев фертильных перышек листьев новый род сближается с сем. *Dicksoniaceae*, а именно с подсем. *Thyrsopteridaceae*. Из нескольких родов, относимых в настоящее время к этому подсемейству, *Birisia* больше всего сходна с родом *Kylikipteris* Harris. Их сближает сходное строение листа, сильная редукция спороносных перышек, а также неклиновидное основание последних (в отличие от сфеноптероидных перышек *Coniopteris*). Вместе с тем каждый из этих папоротников несет своеобразные признаки. Перышки *Kylikipteris* пекоптероидные, и стерильные листья этого папоротника неоднократно описывались под родовым названием *Cladophlebis*. Перышки тех видов *Birisia*, которые прикрепляются всем основанием, нельзя назвать пекоптероидными в узком смысле этого термина, так как они вытянутые, языковидные, почти линейные, с низбегающим нижним краем. И лишь в нижней триждыперистой части листа, где перышки заметно укорачиваются, они приобретают треугольные очертания, близкие пекоптероидным. Для *Kylikipteris* характерно катадромное строение перышек. В роде *Birisia* этот признак получает как бы дальнейшее развитие: базальное перышко нижнего ряда обычно низбегает на стержень пера предыдущего порядка и становится «промежуточным» перышком. Стержни перьев второго и третьего порядков у *Birisia*, в отличие от *Kylikipteris*, несут отчетливое срединное ребро.

Виды *Birisia* с несколько суженными основаниями перышек листьев напоминают листья *Coniopteris*, но в отличие от *Coniopteris* перышки *Birisia* нельзя рассматривать как типично сфеноптероидные: они обычно больше вытянуты в длину, узколанцетные и не бывают сужены в основании в той степени, как это наблюдается у настоящих сфеноптероидных папоротников. Папоротник, принятый здесь за типовой вид нового рода, первоначально был описан В. Д. Принадой (1938) с р. Зырянки под названием *Cladophlebidium alatum*. Заметим, что в распоряжении Принады были только стерильные участки листьев. В 1957 г. при повторном сборе материала на р. Зырянке, в том числе в типовом местонахождении выше устья ручья Мелегей этот папоротник был встречен со спороношением кониоптероидного типа. Уже последнее обстоятельство делает невозможным отнесение данного папоротника к роду *Cladophlebidium*. Этот род был выделен Сы (Sze, 1931) по единственному неважной сохранности отпечатку стерильного участка листа из лейасовых отложений Китая

---

[1] Название рода является анаграммой от слова Сибирь.

(пров. Цзянси). Но даже стерильные перья китайского и зырянского папоротников не обнаруживают большого сходства. Единственное, что их сближает — наличие так называемых «промежуточных» перышек. Форма же самих перышек совершенно иная: у *Cladophlebidium wongi* Sze — типично пекоптероидная, а у *C. alatum* Pryn. наиболее крупные и характерные для вида перышки — линейные, языковидные. Кроме того, для *Cladophlebidium* осталось неизвестным сложение листа.

Cladophlebidium alatum Pryn. прежде включался мною (Самылина, 1964) в синонимику *Coniopteris onychioides* Vassilevsk. et K.-M. Новые сборы морфологически сходных папоротников из более молодых меловых толщ по р. Армань заставили заново пересмотреть весь материал по папоротникам с территории Северо-Востока СССР, ранее определявшимся как *C. onychioides*. В результате этого пересмотра я пришла к выводу, что *Cladophlebidium alatum* — вид, хотя и очень близкий, но все же отличный от *C. onychioides*. Поскольку различия между ними, на мой взгляд, являются различиями видового, а не родового ранга, *C. onychioides* также переведен в новый род *Birisia*.

На *B. alata* с р. Зырянки поразительно похожи листья папоротника из примерно одновозрастных отложений северно-западной Аляски (мыс Лисберн), описанные Фонтеном (Fontaine in Ward, 1905), а затем Нолтоном (Knowlton, 1914) под названием *Cladophlebis alata* Font. Скорее всего, они принадлежат этому же роду, но для папоротника с Аляски пока неизвестны спороносные перья.

Геологическое распространение рода. Нижнемеловые и, возможно, низы верхнемеловых отложений Восточной Сибири. Вероятно его присутствие в нижнемеловых отложениях Аляски.

Birisia acutata Samyl. sp. n.

Табл. I, *1—4*; табл. II, *3* (*см. вклейки*)

Coniopteris onychioides Vassilevsk. et Kara-Mursa (ex parte). Самылина, 1964 : 60, только табл. VIII, 3, 4.

Голотип. БИН АН СССР, колл. 508, обр. 254-2, левый берег р. Зырянки, выше устья руч. Мелегей, буор-кемюсская свита, нижний мел.

Диагноз. Листья крупные, триждыперистые, конечные перья почти линейные, постепенно суживающиеся к верхушке, до 7 см в длину и 10—14 мм в ширину. В верхней дваждыперистой части листа перышки удлиненные, надрезаны по краю на узкие заостренные зубцы или доли, с узкой приостренной верхушкой и низбегающим, чуть суженным основанием, достигают 15 мм в длину при 2—3 мм в ширину. В нижней триждыперистой части листа перышки более мелкие, узколинейные, цельнокрайние или надрезаны на несколько острых зубцов. Жилкование перистое, боковые жилки простые или дихотомирующие, редкие.

Описание материала. При пересмотре отпечатков листьев папоротников, прежде определявшихся мною (Самылина, 1964) как *Coniopteris onychioides*, я пришла к выводу о необходимости выделить образцы из местонахождения 254 по р. Зырянке, выше устья ручья Мелегей в новый вид в пределах рода *Birisia*. Из этого местонахождения в зырянской коллекции имеется более 10 отпечатков, представляющих собою участки крупных листьев, как из дважды-, так и из триждыперистых их частей. Стержни перьев прямые, со срединным ребром. Конечные перья чередующиеся, почти линейные, прикрепляются к стержню под углом около 45°. В верхней дваждыперистой части листа конечные перья достигают 7 см в длину при ширине 10—14 мм, в нижней триждыперистой части листа конечные перья до 4 см в длину при ширине до 8 мм. Перышки значительно различаются по размерам и форме в зависимости от положения на листе. В дваждыперистой части листа перышки крупные, удлиненные, довольно глубоко надрезаны на узкие заостренные

зубцы или доли, с узкой приостренной верхушкой и чуть суженным низбегающим основанием. Наиболее крупные перышки достигают 15 мм в длину при 2.5—3 мм в ширину. Жилкование перышек перистое. Боковые жилки редкие, простые или 1—2 раза дихотомирующие, сильно наклонены к средней жилке. Нижняя базальная боковая жилка выходит либо из одной точки со средней жилкой, либо непосредственно из стержня пера. В нижней триждыперистой части листа перышки или узколинейные, с заостренной верхушкой, цельнокрайние, или надрезаны на несколько приостренных зубцов. На всех участках листа базальное перышко нижнего ряда пера низбегает на стержень пера предыдущего порядка. Вместе со стерильными встречаются спороносные участки листьев. На отпечатке, принятом за голотип, основания перьев несут спороносные перышки, верхушки перьев — стерильные. Спороносные перышки сильно редуцированы, сорусы кониоптероидного типа.

Аналогичные отпечатки, ничем существенно не отличающиеся от описанных выше зырянских, собраны на правобережье р. Колымы в бассейне р. Балыгычан.

Сравнение. Описанный вид ближе всего к *B. onychioides* (Vassilevsk. et Kara-Mur.) Samyl. comb. n. Различия заключаются в характере зубчатости и форме перышек. Зубцы (лопасти) крупных перышек *B. onychioides* короче и шире, чем у *B. acutata.* Форма перышек в триждыперистой части листа *B. onychioides* приближается к кладофлебоидной, тогда как аналогичные перышки *B. acutata* удлиненные, узкие, почти линейные. Последний признак хорошо отличает данный вид от остальных видов рода *Birisia.*

По надрезанности крупных перышек стерильные участки листьев *B. acutata* похожи на отпечатки папоротников, обычно описываемые как *Onychiopsis psilotoides.* Возможно, часть стерильных листьев, известных под этим названием из нижнемеловых отложений Восточной Сибири, в действительности относится к роду *Birisia.*

Местонахождения. Р. Зырянка, выше устья ручья Мелегей, колл. 508, обр. 254 (буор-кемюсская свита); р. Кен (бассейн р. Балыгычан), в 2 км выше угольного месторождения, колл. 510, обр. 20-24 (омсукчанская свита).

Birisia alata (Pryn.) Samyl. comb. n.

Табл. I, *5*, *6*

Cladophlebidium alatum Pryn. Принада, 1938 : 34, табл. I, табл. II, фиг. 5а, 6а. — *Coniopteris onychioides* Vassilevsk. et Kara-Mursa, Самылина, 1964 : 60, только табл. VIII, фиг. 1; табл. IX, фиг. 4. — ? *Cladophlebis alata* Fontaine in Ward, 1905 : 158, pl. XXXIX, fig. 9—11; pl. XL, fig. 1; Knowlton, 1914 : 49, pl. V, fig. 3, 4; pl. VI, fig. 4.

Описание материала. В нашем распоряжении имеется более 20 отпечатков довольно больших участков листьев. Листья крупные, триждыперистые. Главный стержень прямой, в основании листа более или менее гладкий, до 6 мм в ширину; кверху он постепенно утоньшается и приобретает срединное ребро. Стержни перьев второго и третьего порядков до 1 мм в ширину с хорошо выраженным срединным ребром. Перья последнего порядка прикрепляются к стержню под углом около 45°, чередующиеся или попарно сближенные, почти линейные. В средней части листа, где он еще дваждыперистый, конечные перья достигают более 11 см в длину при ширине 1.5—2 см. Перышки значительно отличаются по размерам и форме в зависимости от положения на листе. В дваждыперистой части листа перышки крупные, удлиненные, на большем своем протяжении почти линейные, очень постепенно сужающиеся к заостренной оттянутой верхушке, цельнокрайние или зубчатые с низбегающим нижним краем, в основании не суженные. Крупные перышки в средней части листа достигают 15 мм в длину при ширине 2.5—3 мм.

К стержню пера перышки прикрепляются наклонно: верхний край перышка и стержень составляют угол около 45°. Жилкование перышек перистое. Боковые жилки редкие, часто простые, у наиболее крупных перышек один раз дихотомирующие. С каждой стороны средней жилки на 5 мм ее длины отходит по 2—3 боковых жилки. Нижняя базальная боковая жилка выходит либо из одной точки со средней жилкой, либо непосредственно из стержня пера. По направлению сверху вниз в листе надрезанность края перышек постепенно увеличивается, зубцы превращаются сначала в лопасти и, наконец, в самостоятельные перышки, а лист становится триждыперистым. В нижней триждыперистой части листа конечные перья около 3 см и более в длину, перышки небольшие пекоптероидные, до 5 мм в длину и около 2 мм в основании. На всех участках листа базальное перышко нижнего ряда пера низбегает на стержень пера предыдущего порядка.

В типовом местонахождении на р. Зырянке, выше устья ручья Мелегей, вместе со стерильными найдены фертильные листья со спорангиями кониоптероидного типа. Аналогичные спороносные экземпляры этого вида встречены в бассейне р. Балыгычан.

Сравнение. Описанные отпечатки по сочетанию признаков идентичны папоротнику из буор-кемюсской свиты по р. Зырянке, описанному Принадой (1938) под названием *Cladophlebidium alatum*. Данный вид вместе с *Coniopteris onychioides* Vassilevsk. et Kara-Mur. переведен здесь в новый род — *Birisia*. Эти виды очень похожи и на небольшом материале зачастую трудно отличимы друг от друга. В массе перышки, перья и, очевидно, листья в целом у *B. alata* крупнее таковых *B. onychioides*. Так, конечные перья листьев *B. alata* достигают 11 и более см в длину, а листья *B. onychioides* — 5—6 см; наиболее крупные перышки *B. alata* длиной 15—20 мм, а таковые *B. onychioides* — около 10 мм. Перышки *B. onychioides*, в отличие от *B. alata*, имеют обычно несколько суженное основание и более сильно надрезаны. Вследствие последней особенности переход от дваждыперистого сложения листа к триждыперистому у *B. onychioides* более постепенный и незаметный, чем у *B. alata*.

Очевидно, этому виду идентичны отпечатки папоротника с мыса Лисберн на северо-западе Аляски, описанные Фонтеном (Fontaine in Ward, 1905) как *Cladophlebis alata*. На поразительное сходство зырянских и аляскинских образцов указывал еще Принада (1938) при описании *Cladophlebidium alatum*. Однако для папоротника с Аляски пока неизвестны спороносные перья.

Местонахождения. Р. Зырянка, выше устья ручья Мелегей, колл. 508, обр. 271 (буор-кемюсская свита); бассейн р. Сугой, водораздел ручьев Лесного и Правого Загадочного, колл. 511, обр. 36, 37 (омсукчанская свита); бассейн р. Балыгычан, р. Кен, в 2 км от угольного месторождения, колл. 510, обр. 26-31 и водораздел ручьев Марьяжа и Флоры, колл. 510, обр. 25, 32—34 (омсукчанская свита); правобережье ручья Студеного, колл. 511, обр. 34, 35 (топтанская свита).

Геологическое распространение. Нижнемеловые отложения (верхняя половина) Северо-Востока СССР и, вероятно, Аляски.

Birisia ochotica Samyl. sp. n.

Табл. II, *1*, *2*; рисунок

Голотип. БИН АН СССР, колл. 526, обр. 10, левый берег р. Армань, водораздел ручьев Утесного и Зигзаг, арманская свита, мел.

Диагноз. Листья крупные, триждыперистые, конечные перья почти линейные, постепенно суживающиеся к верхушке, до 9 см в длину и до 2 см в ширину. В верхней дваждыперистой части листа перышки удлиненные, почти линейные, цельнокрайние или зубчатые, очень постепенно суживающиеся к чуть приостренной или округлой верхушке, с широким низбегающим основанием, достигают 13 мм в длину при ширине 2—3 мм.

В нижней триждыперистой части листа перышки пекоптероидные. Жилкование перышек перистое, боковые жилки простые, иногда единожды дихотомирующие; с каждой стороны средней жилки на протяжении 5 мм ее длины отходит по 4, реже по 3 боковых жилки.

Описание материала. В коллекции имеется много отпечатков довольно больших участков листьев из ряда местонахождений. Листья крупные, триждыперистые, более 20 см в длину. Главный стержень прямой, в нижней части листа слабо извилистый, до 2—2.5 мм в ширину. Стержни перьев второго и третьего порядков довольно тонкие, не более 1 мм, имеют срединное ребро. Конечные перья прикрепляются к стержню под углом около 45°, чередующиеся, почти линейные, постепенно суживающиеся к верхушке. В средней части листа, там где он еще дваждыперистый, конечные перья достигают 6—7 см в длину при ширине 15—18 мм. Перышки заметно отличаются по размерам и форме в зависимости от положения на листе. В дваждыперистой части листа перышки крупные, удлиненные, почти линейные, очень постепенно сужающиеся к верхушке, цельнокрайние или зубчатые, с низбегающим нижним краем, в основании не суженные. Верхушки перышек обычно суженно-округленные или чуть приостренные. Наиболее крупные перышки в средней части листа достигают 12—13 мм в длину при ширине 2—3 мм. К стержню пера перышки прикрепляются наклонно: верхний край перышка и стержень пера составляют угол около 45°. Жилкование перышек перистое. Боковые жилки либо простые, либо один раз дихотомирующие. С каждой стороны средней жилки на 5 мм ее длины отходит 4 (реже 3) боковые жилки. Нижняя базальная боковая жилка обычно отходит непосредственно от стержня пера. По направлению сверху вниз в листе надрезанность края перышек постепенно увеличивается, зубцы переходят в лопасти, приобретают самостоятельное жилкование и наконец превращаются в самостоятельные перышки, а лист становится триждыперистым. В нижней триждыперистой части листа конечные перья короче, чем в дваждыперистой верхней части, а перышки небольшие, пекоптероидные, обычно цельнокрайние. Во всех участках листа базальное перышко нижнего ряда пера низбегает на стержень пера предыдущего порядка. В нескольких местонахождениях вместе со стерильными найдены спороносные участки листьев. Образование сорусов начинается от верхушки перьев (листа). Спороносные перышки сильно редуцированы, сорусы типа *Coniopteris*.



Birisia ochotica Samyl. sp. n. Основания конечных перьев (увел. 2, р. Армань, колл. 526, обр. 19).

Сравнение. Выделяемый вид очень близок к *B. alata* (Pryn.) Samyl. comb. n., часто встречающемуся в отложениях буор-кемюсской и омсукчанской свит басс. р. Колымы, и, очевидно, произошел от него. *B. alata* отличается от *B. ochotica* бóльшими размерами конечных перьев и перы-

B. alata	*B. ochotica*
Длина конечных перьев более 11 см	Длина конечных перьев до 6—7 см
Длина перышек в дваждыперистой части листа до 20—22 мм при ширине 2.5—4 мм	Длина перышек в дваждыперистой части листа до 13 мм при ширине 2—3 мм
Верхушки перышек оттянутые, заостренные	Верхушки перышек суженные, округлые или приостренные, но не оттянутые
С каждой стороны средней жилки на 5 мм ее длины отходит 2—3 боковых жилки	С каждой стороны средней жилки на 5 мм ее длины отходит 4, реже 3 боковых жилки

шек, а также более редкими боковыми жилками и иной формой верхушек. Ниже приводятся отличительные признаки листьев *Birisia alata* и *B. ochotica*.

Новый вид близок к *B. onychioides* (Vassilevsk. et Kara-Mur.) Samyl. comb. n. по размерам перьев и перышек, но отличается тем, что основания перышек не бывают суженными. Отпечатки спороносных участков листьев всех трех видов *Birisia* практически неотличимы.

Местонахождения. Р. Армань, выше и ниже ручья Финиш, колл. 526, обр. 16-22, 27-31, ручья Кандычан, колл. 526, обр. 23; водораздел ручьев Утесного и Зигзаг, колл. 526, обр. 10-15 (арманская свита). Р. Хасын, карьер на 19 км Тенькинской трассы, колл. 526, обр. 24, 25; в 2 км от пос. Карамкен, на 103 км Колымской трассы, колл. 256, обр. 26 (арманская свита). Бассейн р. Сугой, ручей Заря, колл. 512, обр. 2-4 (зоринская свита).

Birisia onychioides (Vassilevsk. et Kara-Mursa) Samyl. comb. n.

Coniopteris onychioides Vassilevsk. et Kara-Mur., Василевская и Кара-Мурза, 1956 : 38, табл. I—III, рис. 1—5; Василевская, 1958 : 62, табл. V, фиг. 7; табл. VIII, фиг. 1; табл. IX, фиг. 1, 2; табл. XI, фиг. 2; Вахрамеев, 1958 : 77, табл. III, фиг. 6; табл. IV, фиг. 1—3; табл. V, фиг. 1, 2; табл. VI, фиг. 3—4; Василевская и Павлов, 1963 : табл. XI, фиг. 3; табл. XIX, фиг. 5, 6; табл. XXXI, фиг. 6—8, 9а; Самылина, 1964 : 60, только табл. VIII, фиг. 2; табл. IX, фиг. 1—4; Абрамова, 1970 : 38, табл. I, фиг. 3—5. — *Dicksonia gracilis* Heer, 1878 : 13, t. III, fig. 8—14.

Замечания. Данный вид широко распространен в верхней половине нижнемеловых отложений Восточной Сибири. В связи с новыми сборами папоротников, похожих на *C. onychioides* в меловых отложениях р. Армань (арманская свита), был заново пересмотрен весь материал по этому виду, в том числе и определенный мною с бассейна р. Колымы (р. Зырянка). Оказалось, что он неоднороден. Выше часть образцов, описанных мною (Самылина, 1964) как *C. onychioides*, выделена в новый вид *Birisia acutata* и восстановлена видовая самостоятельность *Cladophlebidium alatum* Pryn.

Несколько суженное основание перышек *B. onychioides* (хотя и не в такой степени, как у настоящих сфеноптероидных папоротников) послужило в свое время авторам этого вида поводом для отнесения его к роду *Coniopteris* (Василевская и Кара-Мурза, 1956). Однако, узко-ланцетные, сильно вытянутые в длину перышки в дваждыперистой части листа этого папоротника отличают его от типичных представителей этого рода. Наибольшее сходство *B. onychioides* имеет с *B. alata*. Отличия между ними указаны выше при описании последнего вида.

Геологическое распространение. Нижнемеловые отложения (верхняя половина) бассейнов рек Лены и Колымы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. Н. (1970). Раннемеловая флора Жиганского и прилегающих районов Ленского бассейна. Уч. зап. НИИГА, Палеонтол. и стратигр., 29. — Василевская Н. Д. (1958). Хвощи и папоротники из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). В сб. статей по палеонтол. и биостратигр., 12. — Василевская Н. Д. и Э. Н. Кара-Мурза. (1956). Папоротник *Coniopteris onychioides* sp. nov. из нижнемеловых отложений Якутской АССР. Ежегодн. Всес. палеонтолог. общ., 15. — Василевская Н. Д. и В. В. Павлов. (1963). Стратиграфия и флора меловых отложений Лено-Оленекского района Ленского угленосного бассейна. Тр. НИИГА, 128. — Вахрамеев В. А. (1958). Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. Региональн. стратиграфия СССР, 1. — Принада В. Д. (1938). Материалы к познанию мезозойской флоры бассейна р. Колымы. Матер. по изуч. Колым.-Индигирск. края, сер. 2, Геолог. и геоморфолог., 13. — Самылина В. А. (1964). Мезозойская флора левобережья

р. Колымы. 1. Хвощевые, папоротники, цикадовые, беннеттитовые. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, 5. — Heer O. (1878). Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. Flora foss. Arctica, 5. — Knowlton F. H. (1914). The Jurassic flora of Cape Lisburne, Alaska. U. S. Geol. Survey, Prof. pap., 85-D. — Sze H. (1931). Beiträge zur Liasischen flora von China. Acad. Sinica Mem. Nat. Research Inst. Geol., 12. — Ward L. F. (1905). Status of Mesozoic floras of United States. Twentieth Ann. Report of the U. S. Geol. Survey, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 IV 1971).

УДК 576.16 : 582.949.2 (61)

О. В. Чернева

НОВЫЙ ВИД *SALVIA* ИЗ СЕВЕРНОЙ АФРИКИ

O. V. CHERNEVA. THE NEW SPECIES OF *SALVIA* FROM NORTH AFRICA

Определяя *Labiatae* из коллекций растений, привезенных В. П. Бочанцевым из Алжира, мы обратили внимание на то, что повсеместно встречающийся в Алжире шалфей, определяемый обычно как *Salvia phlomoides* Asso, довольно хорошо отличается от настоящей *S. phlomoides* Asso, описанной из Испании. Изучение достаточно обильного материала из пределов Сев. Африки, который был любезно прислан нам из Франции, позволяет описать новый вид. Этот вид мы назвали именем В. П. Бочанцева — ботаника, внесшего много нового в изучение флоры Сев. Африки. Новый вид распространен в Марокко и в Алжире на сухих каменистых склонах Атласских гор (Средний, Сахарский и Телль-Атлас).

Salvia botschantzevii Tschern. sp. nov. — sect. *Aethiopis* Benth. Planta perennis, 20—40 cm alta. Caulis pro more simplex, rectus, in dimidio inferiore albo-tomentosus, superne glanduloso-pilosus. Folia omnia fere rosulata, caulina 1—2 juga, oblongo-elliptica, (10) 6 — 3.5 cm longa, 1.2—3 cm lata, apice obtusiuscula, in petiolum brevem sensim attenuata, integerrima, untrinque albo-tomentosa; folia caulina oblonga, integerrima; folia floralia late ovata, 2 cm lata, 1 cm longa, apice vix protracta, extus glanduloso-pilosa, subtus dense albo-pilosa. Inflorescentia e verticillastris 4—8 approximatis 6-floris formata. Calyx bilabiatus, 18—20 mm longus, extus ad nervos glanduloso-pilosus, inter nervos tomentosus, intus in dimidio superiore breviter papillosus, labio superiore inferiore breviore, 16 mm longo, tridentato, dentibus rotundatis, 3—4 mm longis, in acumen breve attenuatis, labio inferiore 18—20 mm longo, in dentes duos longe subulatos lanceolatos profunde inciso. Corolla e calyce exserta, 20—30 mm longa, roseo-violacea, labio superiore subrecto, labio inferiori elongato subaequilongo vel eo vix longiore; labium inferius lobo medio apice late sinuato, lateralibus sursum directis. Stamina sub labio superiore abscondita, stylus e corolla exsertus, lobis inaequalibus. Nuculae subglobosae, 3 mm longae, 2.5—3 mm latae, pallide brunneae, atro-reticulatae.

Typus: Algeria, systema montium Atlas Saharensis, prope p. Zenina, via ad pagum Charet ducens, in querceto n° 784, 10 VII 1968, V. P. Botschantzev (LE).

Affinitas. Species *S. phlomoidi* Asso Hispaniae incolae affinis, a qua tamen foliis utrinque albo-tomentosis, integerrimis apice obtusiusculis, calycis labio superiore distincte dentato nec non nuculis subglobosis pallide brunneis differt.

Ad declivia lapidosa sicca et calcarea montium Africa Borealis.

Просмотренные экземпляры

Алжир: Entre Batna et Sétif, herb. Fisch. (LE); Алжир, район города Aflou, окр. сел. Gueltet-Sidi-Saad, среди зарослей альфы на красных песчаниках, n° 1803, 28 IV 1965, В. П. Бочанцев (LE); Алжир, район города Djelfa, горы Djebel Sahari, 14 VI 1968, Le Huérou (LE); Алжир, горная система Сахарский Атлас, район сел. Zenina, заросли альфы по дороге в сел. Ben-Jakoub, каменистый склон, n° 715, 9 VII 1968, В. П. Бочанцев (LE); Près Sétif, VII 1869, Reboud (P); Saint-Arnaud, prov. de Constantine, 15—16 VI 1880, E. Cosson (P); Inter Boroly et Sétif, v. 1882, A. Leterneux (P); Entre Djelfa et ain Chiehh, VI 1894, Reboud (P); Prov. d'Oran, 13 VI 1874, A. Warion (P); Ent. de Batna, E. Lefrauc (MPU); Michta-el-Arbi, sur la ligne du chemin de fer de Constantine à Sétif: mamelons blanchâtres, 25 VI 1881, Reboud (MPU); Constantine (MPU); Sebgag (près Aflou), 31 V 1888, Clary (MPU); Entre Sebgag et Ain Camellaket Aflou, 31 V 1888, Clary (MPU); Le long du chemin de Sidi-Chaïb à enviren 8 ou 10 kilometres, 6 V 1889, O. Baÿa (MPU); O. El-Gor, steppes vers Oglat-Djedida, rocailles calcaires, 3 V 1916, R. Maire (MPU); Bords pierreux Daiat Ifekfaken, 1800 m, n° 34, 17 VI 1928, herb. Raphēlis (MPU); prov. d'Oran, plainès du Mekteur (MPU).

Марокко: Immouser, in collibus, n° 1630, Mouret (P); M. Midelt, n° 216, R. Maire (MPU); Sefrou, coteaux calcaires sec. 850 m, n° 323, 26 V 1923, E. Jahandiez (MPU); In Atlantis Medii montibus Bou-Iblan: Beni-Abdallah, in pascuis lapidosis calcareis 1800 m, 27 VI 1927, R. Maire (MPU).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.8 : 581.44 : 582.661

В. К. Василевская

ОСОБЫЙ ТИП АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В СЕМ. *CHENOPODIACEAE*

С 3 рисунками

V. K. VASILEVSKAYA. SPECIAL TYPE OF ANATOMICAL STRUCTURE IN THE FAMILY *CHENOPODIACEAE*

Описано анатомическое строение стебля и элементов его древесины у *Camphorosma lessingii* Litw. и *C. monspeliacum* L. Для последнего вида анатомическое строение сопоставлено с числом веток и спящих почек, образующихся за вегетационный период и с возрастом, в котором растения вступают в генеративную фазу.

Всестороннее изучение представителей сем. Маревых имеет большое значение, так как они играют основную роль в растительном покрове засушливых территорий Евразии. Это семейство, по мнению Е. М. Лавренко (1962), сближает флору пустынь Евразии и Северной Африки со всеми остальными пустынными областями земли. По данным Е. П. Коровина (1961), во флоре Средней Азии и Казахстана 16% видов растений принадлежит этому семейству. Известно большое практическое значение некоторых его представителей. К Маревым относится большое число видов — эдификаторов пустынных ассоциаций, занимающих огромные территории. Среди них заметную роль как доминанты в растительном покрове северных пустынь, полупустынь и степей играют представители рода *Camphorosma*. Ареал этого рода занимает большую территорию. В засушливых областях СССР встречается четыре вида *Camphorosma*: *C. monspeliacum* L., *C. lessingii* Litw., *C. songoricum* Bge. и *C. annuum* Pall. Два первых вида являются полукустарниками, два других — однолетними и двулетними травянистыми растениями.

Летом 1961 г. я работала на стационаре Ботанического института АН СССР в Центральном Казахстане. Изучая здесь анатомическое строение различных видов растений, я была поражена необычным для маревых типом строения камфоросмы монпелийской, что и побудило меня заняться более детальным изучением строения ее осевых органов. Кроме экземпляров, произрастающих на территории стационара, по гербарным образцам были изучены растения этого вида из юго-восточного Зауралья, а также камфоросма Лессинга из Бедпак-Дала.

Еще в начале XIX в. было отмечено (Link, 1807, — цит. по: Арциховский, 1928), что стебли представителей маревых отличаются от большинства других двудольных своим строением, и сходны с однодольными растениями. Де-Бари (1877) среди сем. *Amaranthaceae*, *Nyctaginaceae*, *Aizoaceae* и *Chenopodiaceae* выделил четыре типа строения осевых органов. Он различает эти типы по времени появления дополнительных кругов камбия по отношению к деятельности первого круга, и по продолжительности их деятельности. В. М. Арциховский (1928) на основании

данных Де-Бари о некоторых видах маревых (у которых камбий отчленяет внутрь клетки колатеральных пучков и клетки промежуточной ткани) сделал вывод, что камбий отчленяет сначала элементы ксилемы, а затем в том же направлении — ковнутри — элементы флоэмы. Арциховский, опираясь на работы ряда анатомов и собственные исследования саксаула, отметил, что у этого растения каждый слой камбия отчленяет наружу флоэму, а внутрь ксилему. А. А. Табенцкий (1940) пришел к заключению, что у свеклы камбий не образует кольца, а представлен полосками, деятельность которых приводит лишь к образованию отдельных проводящих пучков. Межпучковая ткань образуется вначале благодаря деятельности кольцевой меристемы, а затем вследствие деления и разрастания самих паренхимных клеток. В. М. Арциховский (1928) и Джоши (Joshi, 1937) подчеркнули связь возникающих новых колец камбия с предыдущими. Особенно ценно указание Табенцкого на то, что возникновение новых колец проводящих пучков связано с деятельностью листьев, из которых гормональные стимулы передаются по флоэме уже существующих пучков. О. Н. Радкевич (1940) и И. А. Шилкина (1953) возникновение поликамбиальной структуры у Маревых ставят в связь с высокими темпами органогенеза у их представителей. Заслуживают внимания данные Шилкиной (1953) о возникновении дополнительных меристем у одних растений (свеклы) в связи с интенсивным образованием листьев, у других (*Agriophyllum arenarium* M. B., *Atriplex tatarica* L. и *Salsola ruthenica* Iljin) с вхождением в стебель веточных следов.

Джоши (1937), изучив строение стебля и корня у небольшого числа представителей *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*, дал картину эволюции строения их стелы. Исходной структурой он считает такую, при которой соединительная или межпучковая ткань — вся паренхимная, а вторичный камбий представлен кругом или большими арками. От этой структуры возникла структура с несколькими зонами проводящих пучков, погруженных в паренхиму. Затем эволюция строения оси шла в двух направлениях. У немногих форм редукция привела к исчезновению ненормального утолщения оси. У других форм в межпучковой ткани, состоящей из волокон, камбий представлен небольшими сегментами и образует неправильно расположенные проводящие пучки.

Меткаф и Чок (Metcalf a. Chalk, 1950) не выделяют внутри сем. маревых различных типов структуры оси. По их сведениям, у *Camphorosma*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Echinopsilon* и *Kochia* первичные пучки долго растут в толщину перед тем, как возникнут вторичные пучки. У *Bassia* и *Camphorosma* зоны одревесневших тканей чередуются с тонкостенными тканями. Меткаф и Чок не указывают, как долго продолжается рост первичных пучков, в каком возрасте у растений появляется поликамбиальное строение.

Некоторые сведения о строении листа и стебля у видов нескольких родов маревых, в том числе у камфоросмы, приведены в работе И. А. Поваляевой (1965).

З. Г. Беспалова в течение ряда лет проводила тщательные наблюдения за ростом растений камфоросмы монпелийской в Ногайской степи, а затем в Центральном Казахстане, благодаря этому в моем распоряжении оказались молодые растения определенного возраста и многолетние растения, возраст которых, особенно отдельных веток, был установлен Беспаловой на основе морфологических признаков.

Основываясь на данных З. Г. Беспаловой (1961), отмечу следующие особенности растений камфоросмы монпелийской — незначительный прирост веток и листьев, образующихся за вегетационный период, наличие многочисленных спящих почек, переход растений к цветению на 15—20-м году жизни, небольшое число генеративных побегов, отмирающих до основания. Именно эти особенности растений оказывают существенное влияние на анатомическое строение осевых органов видов камфоросмы.

В конце июня у однолетних веточек камфоросмы монпелийской уже хорошо выражено кольцевое строение, обусловленное однопучковыми ли-

стовыми следами и деятельностью камбия. Кольцо древесины сложено в основном волокнистыми элементами, сосуды в нем едва заметны, их мало и диаметр их очень незначительный. Над кольцом флоэмы заметны слой крупноклетных клеток перицикла и крупноклетная первичная кора. Такой обычный для двудольных тип строения стелы сохранялся в главном стебле и главном корне у исследованных мною 7 экземпляров 10—15 лет, а в ветвях первого порядка 7—9 лет. В течение этих лет

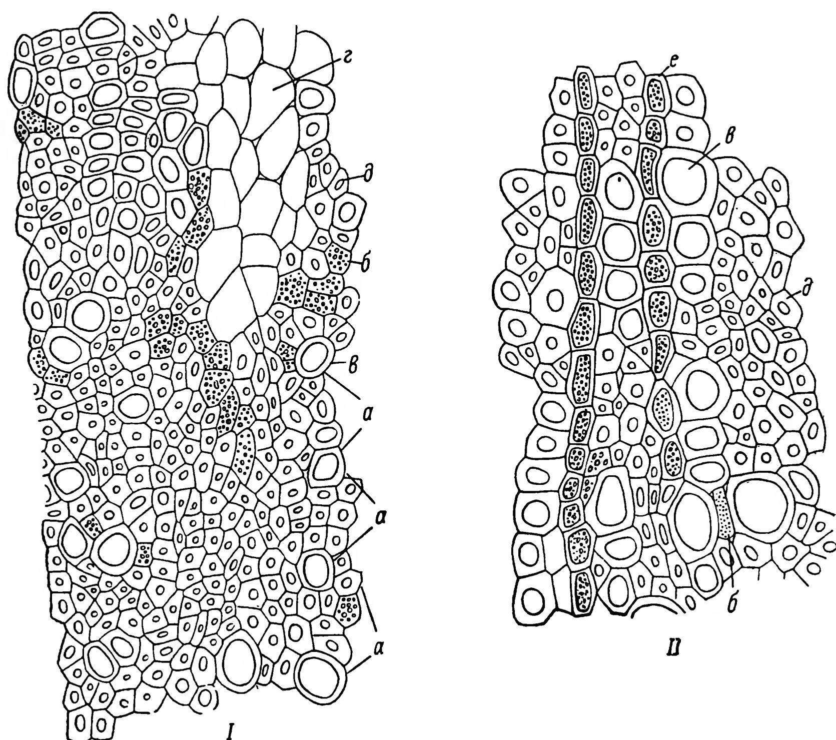


Рис. 1. Участок многолетней древесины стебля *Camphorosta monspeliacum* L. (*I* — увел. 280, *II* — увел. 400).

а — слой прироста; *б* — древесная паренхима; *в* — сосуды; *г* — почечная щель (кристаллы в клетках не нарисованы); *д* — волокна либриформа; *е* — радиальные лучи.

в стебле и корне был один круг первичного камбия, наращивающего очень медленно древесину и флоэму. Клетки перицикла уже с конца первого вегетационного периода, делясь, формируют паренхимную относительно крупноклетную ткань; в ее периферических слоях возникает феллоген, образующий многослойную пробку. Уже со второго года жизни стебель и ветки не имеют первичной коры, их периферическими тканями являются пробка и паренхима перициклического происхождения. Древесина 10-летнего стебля подразделяется на ядро и заболонь. Заболонь бесцветная, ядро светло-желтое, из-за окрашенного содержимого сосудов. Годичные слои очень узкие — 0.1 мм ширины, часто еще у́же. В годичном приросте имеется один ряд сосудов и несколько рядов волокнистых элементов. При малом увеличении микроскопа слои различимы, при большом трудно различимы, так как сосуды расположены редко, а волокнистые элементы ранней и поздней древесины имеют одинаковый диаметр клеток (рис. 1). Древесина состоит из сосудов, сосудистых трахеид, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы (рис. 2). Сосуды одного типа, членики до 140 мк в длину; с небольшими клювиками, длина члеников мало варьирует. Стенки сосудов толстые. Межсосудистая поровость очередная, перфорации простые. Сосудистые трахеиды с крупными окайм-

ленными порами. Волокна либриформа, составляющие основную массу древесины, с сильно утолщенными стенками. Встречаются волокна с простыми порами и без пор; первые до 170 мк, вторые до 300 мк длины. Древесина кольцесосудистая, сосуды одиночные, редкие. Очертания просветов округлые и овальные. Древесная паренхима крайне скудная; она встречается в количестве 1—2 клеток около некоторых сосудов. Иногда небольшие группы ее клеток примыкают к широким радиальным лучам, полости клеток заполнены темным содержимым, оболочки их тонкие. Лучи двух типов. В первые годы жизни образуются однорядные, редко расположенные лучи. Их строение на продольных срезах не установлено. С возрастом наряду с узкими лучами образуются широкие лучи из крупных относительно тонкостенных клеток. Эти лучи являются щелями спящих почек. Их клетки заполнены мелкими кристаллами (рис. 1).

Меткаф и Чок указывают, что маревые не имеют радиальных лучей. Это мнение опроверпнул Арциховский, описавший у солончакового саксаула строение лучей на поперечном и продольных срезах. Его обстоятельная работа осталась Меткафу и Чоку неизвестной.

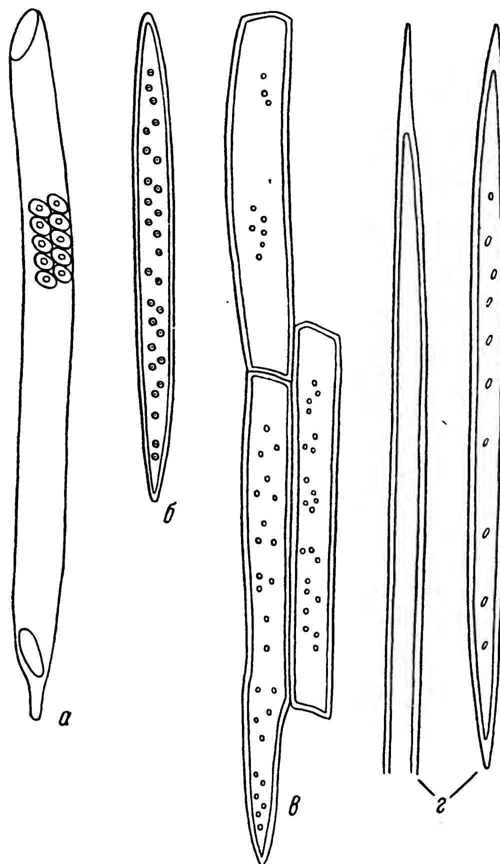


Рис. 2. Элементы древесины *Camphorosma monspeliacum* L. (Увел. 400).

а — членик сосуда; *б* — сосудистая трахеида; *в* — древесная паренхима; *г* — волокна либриформа.

Древесина камфоросмы Лессинга сложена такими же элементами, как и у камфоросмы монпелийской, но слои прироста значительно шире, сосуды довольно многочисленны, древесина также кольцесосудистая.

В возрасте 10—15 лет в строении стебля и корня камфоросмы монпелийской наступают изменения. Деятельность первичного камбия прекращается, но в результате деления клеток перицикла возникают паренхимная межпучковая ткань и новый слой камбия, деятельность которого продолжается несколько лет. Когда его деятельность прекращается, возникает третий слой камбия. В отличие от кольца первичного камбия второй и третий слои его образуют лишь более или менее крупные дуги (рис. 3). С возрастом в стебле увеличивается число широких лучей из крупных относительно тонкостенных клеток. Обогащение с возрастом осевых органов паренхимными тканями не является специфичным для маревых, этот процесс имеет место и у растений других семейств и жизненных форм (Радкевич и Шубина, 1935; Василевская, 1940; Козлова, 1953). Развитие широких радиальных лучей стимулируется спящими почками.

С чем связана у камфоросмы приостановка деятельности первичного камбия и последовательное возникновение его новых слоев? Можно предположить, что прекращение деятельности камбия связано с переходом растения в генеративную фазу. Анатомы давно обратили внимание

на то, что развитие генеративных побегов вызывает подавление, а затем и прекращение деятельности камбия (Кондратьева, 1956). Поскольку камфоросма цветет в конце лета, очевидно в связи с этим у нее прекращается рост вегетативных побегов и приостанавливается деление клеток камбия. Весной с возобновлением роста вегетативных побегов начинает активно делиться перицикл, образуя паренхимную ткань, в периферических слоях которой возникает новый слой камбия. После отмирания всех генеративных побегов и части вегетативных побегов деятельность перицикла и вторичного камбия продолжается только на той стороне оси,

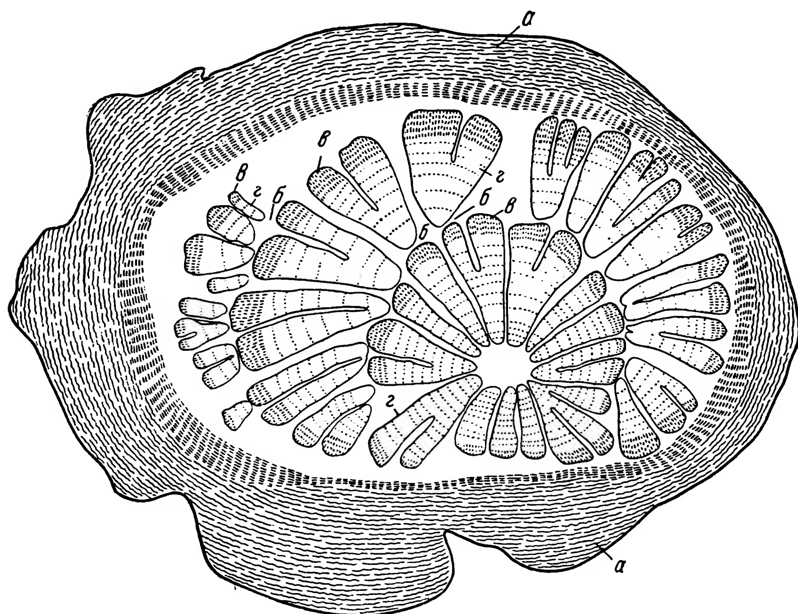


Рис. 3. Поперечный разрез 20-летнего стебля *Camphorosma monspeliacum* L. (Увел. 50).

а — перидерма; *б* — межпучковая паренхима; *в* — луб; *г* — древесина.

на которой сохраняются растущие вегетативные побеги. Односторонний рост стебля и главного корня после отмирания веток на другой стороне стебля является общей закономерностью для различных семейств двудольных (Радкевич и Шубина, 1935; Василевская, 1940; Козлова, 1953).

У видов камфоросмы деятельность каждого нового слоя камбия продолжается несколько лет, камбий создает древесину, характерную по своему строению для высокоорганизованных двудольных растений. Межпучковая ткань возникает очень небольшими полосками через большие промежутки времени в несколько лет. В связи с ничтожным приростом побегов ширина слоев прироста древесины крайне незначительна — от 25 до 100 мк. Наличие на протяжении нескольких лет одного круга камбия, создающего кольца древесины и луба, свойственно видам *Camphorosma*. Представители других родов маревых — *Anabasis*, *Atriplex*, *Eurotia*, исследованные также в районе стационара в Центральном Казахстане, с первого же года жизни имеют поликамбиальный тип строения стебля. По классификации Де-Бари, виды камфоросмы относятся к его первому типу. Согласно взглядам Джоши, этот тип в пределах семейства следует признать исходным.

М. М. Ильин (1950) поставил вопрос о том, какое место в эволюции высших растений занимают растения с поликамбиальной структурой. Он пришел к заключению, что эта структура — показатель большой древности центроспермовых и однодольных как групп, близких к фундаменту покрытосеменных. Однако наличие у осевых органов видов кам-

форосы анатомического строения, типичного для двудольных, которые сохраняются в течение многих лет, а также высокоспециализированных элементов древесины подтверждает мнение ботаников (Радкевич, 1940; Тахтаджян, 1948), считающих поликамбиальный тип строения в сем. маревых вторичным.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. (1928). Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19, 4. — Беспалова З. Г. (1961). Биология полукустарничков Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстапа. Канд. диссерт., ЛГУ. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 14. — Де-Бари А. (1877). Сравнительная анатомия вегетативных органов растепий. — Ильин М. М. (1950). Поликамбиальность и эволюция. В кн.: Проблемы ботаники, 1. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-экологическая характеристика полукустарников Восточного Крыма. Бот. журн., 38, 4. — Кондратьева Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. журн., 41, 9. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровск. чтения, XV. — Поваляева И. А. (1965). Морфолого-анатомические особенности строения некоторых видов семейства *Chenopodiaceae*. Вестн. ЛГУ, 3. — Радкевич О. Н. (1940). О принципах развития проводящего аппарата растений. Докт. диссерт., ЛГУ. — Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. (1935). Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бедпак-Дала. Тр. САГУ, сер. VIII, 25. — Табенцкий А. А. (1940). Анатомия сахарной свеклы. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Шилкина И. А. (1953). Анатомические особенности семейства *Chenopodiaceae*. Бот. журн., 38, 4. — Joshi A. (1937). Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylinder of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae*. Amer. Journ. Bot., 24, 3. — Metcalf C. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dycotiledons.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 21 XII 1970).

УДК 581.8 : 581.45 : 582.473

Г. В. Васильева

МАТЕРИАЛЫ К СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ ЛИСТА ВИДОВ *AGATHIS* SALISB. (*ARAUCARIACEAE*)*

С 9 рисунками

G. V. VASILIEVA. MATERIALS ON THE COMPARATIVE ANATOMY OF LEAF IN SPECIES *AGATHIS* SALISB. (*ARAUCARIACEAE*)

Изучено строение листьев на поперечном срезе у 10 видов *Agathis* и морфологически сходных с ними листьев 4 видов *Podocarpus* из секции *Nageia*. Несмотря на общий план строения листа, исследованные виды можно надежно различать между собой по характеру гиподермы и палисадной паренхимы, относительному размеру, числу и расположению смоляных ходов, степени склерофикации проводящих пучков, густоте астросклереид. Составлен ключ для определения видов *Agathis* по строению листьев на поперечном срезе. Листья *Agathis* хорошо отличаются по анатомическим признакам от листьев *Araucaria*. По-видимому, род *Agathis* заслуживает более высокого систематического ранга. Показано, что листья агатиса четко отличаются по анатомии и от листьев широколистных видов подокарпуса.

Виды рода *Agathis* обитают в Новой Зеландии, Северной Австралии и Океании (Кемпбелл, 1948; Florin, 1963). Они произрастают на холмах и в горах на средних высотах в условиях относительно высокой влажности и умеренных температур (Fransis, 1929, — цит. по: Cookson a. Duigan, 1951; Li Hui-Lin, 1953). Обитание агатисов на отдельных островах в зоне тропического леса значительно затрудняет их исследование; в настоящее

время описано примерно 20 видов, однако некоторые из них рассматриваются как сомнительные (Dallimore a. Jackson, 1966).

Представители всех видов рода *Agathis* — деревья, а огромный и величественный *A. australis* Кирк (Kirk, 1889) назвал монархом новозеландского леса. Плоские широкие листья на главном побеге располагаются спирально, на боковых — почти супротивно в одной плоскости. Листья несколько похожи на листья широколистных видов родственного рода *Araucaria*, но отличаются способом прикрепления к побегу. У араукарий они прикрепляются всем своим широким основанием, у агатиса же листья к основанию суживаются и образуют подобие черешка. В то же время листья некоторых видов агатиса морфологически настолько сходны с листьями широколистных видов рода *Podocarpus* (секция *Nageia)*, что различить их по внешнему виду трудно.

Морфология и особенно анатомия представителей рода *Agathis* изучены слабо, что, по-видимому, объясняется их трудной доступностью и редкой встречаемостью. Однако в ряде работ все же можно найти отдельные сведения как по морфологии (Kirk, 1889; Dixon, 1906; Baker a. Smith, 1910; Florin, 1963; Aubrévile, 1965; Dallimore a. Jackson, 1966), так и по анатомии листьев (Bertrand, 1874; Mahlert, 1885; Masters, 1891; Barsali, 1909; Thomson, 1913; см. также обзорные работы: Chamberlain, 1935; Napp-Zinn, 1966). В обстоятельной работе Флорин (Florin, 1931) подробно изучил эпидерму листьев и устьичный аппарат, однако диагностическое значение отдельных признаков не обсуждается. В работе Сьюорда и Форд (Seward a. Ford, 1906), которую можно считать наиболее полной по анатомии агатиса, приводится краткое описание строения листа лишь 6 видов. Недавно Рао и Шерма (Rao a. Sharma, 1968) изучили строение и развитие склереид в листьях 3 видов агатиса.

Приводимые в литературе скудные сведения по анатомии листа к тому же не лишены противоречий. Так, Малерт (Mahlert, 1885) утверждает, что клетки эпидермы агатиса подвергаются одревеснению, тогда как Конрад (Conrad, 1910, — цит. по: Napp-Zinn, 1966) отрицает это. До сих пор не предпринята попытка дать сравнительную оценку анатомических признаков в целях использования их в диагностике видов, как это сделал, например, Барзали (Barsali, 1909) для рода *Araucaria*. Недостатком работ является обычно отсутствие анатомических рисунков.

В настоящем сообщении приводятся результаты детального исследования строения листа у 10 видов рода на поперечном срезе и делается попытка выяснить пригодность анатомических признаков для их диагностики. Поскольку листья некоторых агатисов морфологически сходны с листьями представителей рода *Podocarpus* (секция *Nageia*), выясняется также возможность применения анатомического метода и для их различения; это важно для определения этих растений в вегетативном состоянии при культивировании в оранжереях, а также для палеоботаники.

Работа выполнялась под руководством В. К. Василевской и О. А. Муравьевой, которым автор приносит сердечную благодарность.

Материал и методика

Исследовалось 10 видов рода *Agathis* и 4 вида рода *Podocarpus* секции *Nageia*. Живой материал из оранжерей Ленинградского и Московского университетов и Ботанического института АН СССР (БИН, Ленинград) фиксировался 70%-м спиртом. Кроме того, исследовался гербарный материал БИНа и материал, любезно присланный по нашей просьбе из гербариев Лейдена (Голландия), Кью (Англия), Парижа (Франция), Нью-Йоркского ботанического сада, Смитсониановского института (США) и ботанических садов Крайсчерч (Новая Зеландия), Брисбейна, Мельбурна, Сиднея (Австралия). Всем лицам и учреждениям, приславшим материал, автор считает приятным долгом принести свою благодарность.

Листья из гербария предварительно разваривались в смеси глицерина с водой. У каждого вида исследовалось 5 листьев. Срезы приготовлялись

бритвой от руки и заключались в глицерин-желатину. Реактивами на одревеснение служили сафранин или флороглюцин с соляной кислотой, на кутикулу — судан III. Для каждого типа ткани на одном препарате делалось 5—10 измерений. Препараты зарисовывались с помощью рисовального аппарата.

Перечень исследованных видов и происхождение образцов приводятся в таблице.

Перечень исследованных видов *Agathis* и *Podocarpus* секции *Nageia* и происхождение образцов

Вид	Естественное местонахождение	В культуре
A. australis (D. Don) Salisb.	о. Новая Зеландия	Ленинград
A. alba (Lam.) Foxw.	о. Ява, о. Калимантан	Москва
A. lanceolata (Panch.) Warb.	о. Новая Каледония	Москва
A. microstachya F. Bail. a. C. T. White	Австралия	
A. moorei (Lindl.) Mast.	о. Новая Каледония	Москва, Мельбурн
A. obtusa Mast.	о. Ява	Силезия (Польша), Ленинград
A. ovata Warb.	о. Новая Каледония	—
A. philippinensis Warb.	о. Филиппины	—
A. brownii (Lem.) Bail.	Австралия	—
A. vitiensis (Seem.) Benth. et Hook.	о. Фиджи	—
Podocarpus nagi (Thunb.) Mak.	Япония	Ленинград
P. wallichianus Presl	о. Тайвань	—
P. motley (Parl.) Dümm.	Индонезия	—
P. blumei Endl.	о. Ява, о. Новая Гвинея	—

Общая характеристика строения листьев

Листья толстые, кожистые, в отличие от большинства хвойных, со многими параллельными жилками, плоские, широкие, от овальных (*A. obtusa*, *A. vitiensis*) до ланцетных (*A. australis*), прямые или слегка серповидно изогнутые, в основании внезапно суженные наподобие короткого черешка, на верхушке тупые или заостренные. Форма листа варьирует как у разных видов, так и внутри вида.

Снаружи листья покрыты довольно толстой кутикулой. Клетки эпидермы на поперечных срезах однородные, с прямыми наружными стенками, лишь у *A. vitiensis* эти стенки выпуклые. Под однослойной эпидермой с обеих сторон листа в виде сплошного или прерывистого слоя располагается гиподерма. На адаксиальной стороне, как правильно отметил Пильгер (Pilger, 1926), она развита несколько сильнее, чем на абаксиальной. В отличие от араукарии, гиподерма агатиса, как видно на поперечных (рис. 1, *а*) и продольных (рис. 1, *б*) срезах, состоит из клеток двух типов: тонкостенных с прямыми конечными стенками и толстостенных с косыми стенками, причем последние в несколько раз длиннее первых. Такой диморфный характер гиподермы агатиса до сих пор отмечен не был. Между тем это существенный признак родового ранга.

Листья у большинства исследованных видов отчетливо дорзивентральные. С адаксиальной стороны листа имеется 1—2 слоя палисады. Губчатая ткань, в отличие от араукарии (Васильева, 1969), состоит из однородных клеток с крупными межклетниками (рис. 6). Клетки центральных слоев этой ткани вытянуты перпендикулярно оси листа. Для мезофилла характерно наличие ветвистых склереид (рис. 2). Их сильно утолщенные одревесневшие оболочки пронизаны порами и усыпаны кристаллами оксалата кальция. Густота склереид варьирует у разных видов.

Проводящая система, как и у широколистных араукарий и подокарпусов, представлена многочисленными параллельными жилками, число которых находится в прямой зависимости от ширины листа. Каждый пучок ограничен своеобразным влагалищем из округлых тонкостенных клеток,

сходных с эндодермоидом араукарии (Васильева, 1969). Число элементов ксилемы и флоэмы в пучке варьирует у разных видов, но последней всегда больше (рис. 3). Над ксилемой или по флангам ее (рис. 3) распо-

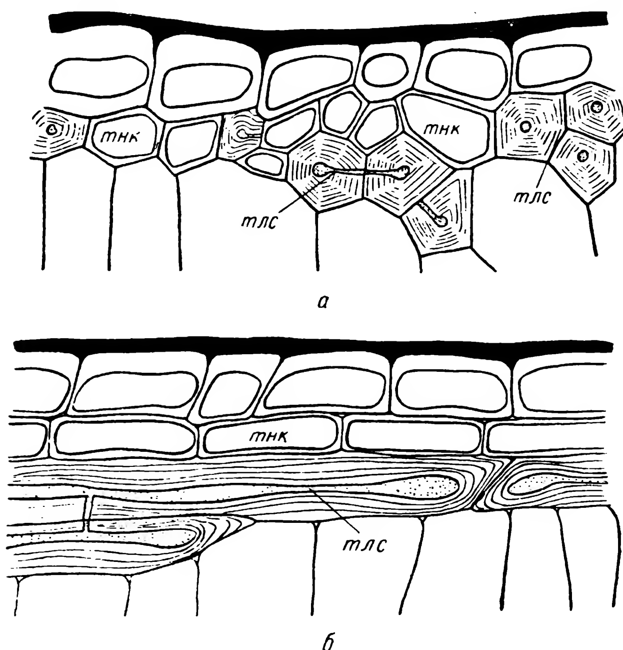


Рис. 1. *Agathis australis* (D. Don) Salisb. Вид гиподермы на поперечном (*а*) и продольном (*б*) срезах листа, адаксиальная сторона.

тнк — тонкостенные элементы, *тлс* — толстостенные элементы.

лагаются клетки трансфузионной ткани с окаймленными порами и сетчатыми утолщениями. В отличие от араукарии эти клетки немногочисленны и поэтому не всегда могут быть обнаружены на срезах. В каждом

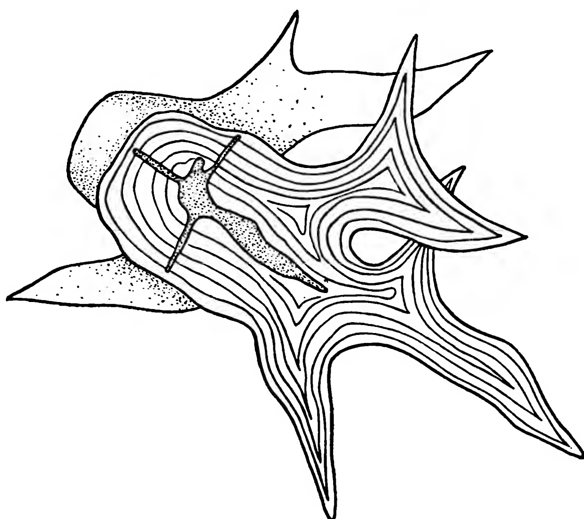


Рис. 2. *Agathis ovata* Warb. Астросклереида мезофилла.

пучке имеются 2 группы склеренхимных волокон, располагающиеся над ксилемой и под флоэмой; на поперечном срезе волокна имеют округломногоугольную форму, оболочки их нелигнифицированные, пористые, раз-

личной толщины, с отчетливой слоистостью. Размеры этих механических элементов и их число у разных видов различны.

Как и у араукарии, у большинства видов агатиса смоляные ходы располагаются по одному в промежутке между пучками на одном уровне с ними. Лишь у 3 видов локализация и число смоляных ходов оказались иными.

Для целей систематики мы стремились опираться на качественные признаки в строении листьев, ценность которых в отношении голосемянных была отмечена в ряде работ (Florin, 1931; Orr, 1937; Свешникова, 1952; Бобров, 1962; Jährig, 1962; Colleau, 1968). Тем не менее мы провели ряд измерений и нашли, что по некоторым количественным показателям отдельные виды также могут заметно различаться. Таковыми являются толщина листа, размеры эпидермальных клеток, густота астросклереид, размер смоляных ходов относительно размера проводящих пучков.

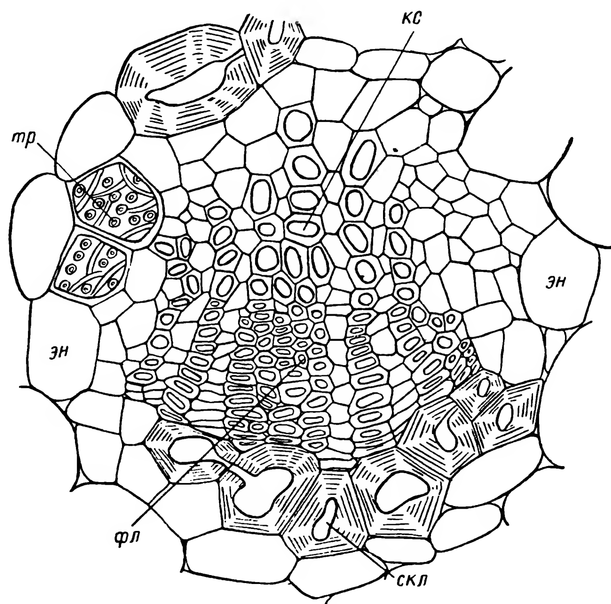


Рис. 3. *Agathis australis* (D. Don) Salisb. Поперечный срез проводящего пучка листа.

фл — флоэма, *кс* — ксилема, *тр* — трансфузионная клетка, *скл* — склеренхима, *эн* — эндодермоид.

Особенности строения листьев на поперечном срезе у разных видов *Agathis*

A. australis (рис. 4). Листья обычно ланцетные, довольно тонкие, На фертильных побегах они шире (до эллиптических) и толще, но анатомически весьма сходны с листьями на других побегах. К эпидерме непосредственно примыкает хорошо развитая гиподерма. С адаксиальной стороны она состоит из 2 рядов клеток: верхнего сплошного, построенного из толстостенных и в меньшей степени тонкостенных элементов, и нижнего прерывистого, построенного только из толстостенных волокон. С абаксиальной стороны гиподерма также диморфная, но однорядная и прерывистая. Все листья дорзивентральные. В типичных ланцетных листьях с адаксиальной стороны к гиподерме примыкает один слой палисады, в более широких и толстых листьях фертильных побегов местами имеется второй ее слой. Склереид в мезофилле немного. Склеренхима пучков состоит из волокон с оболочками различной толщины. Над

ксилемой число волокон составляет 1—3, под флоэмой их больше. Смоляные ходы располагаются по одному между пучками на одном уровне с ними. Они мельче пучков. По строению листьев с этим видом сходны *A. brownii*, *A. obtusa* и *A. moorei*. Но у них, в отличие от *A. australis*, гиподерма с адаксиальной стороны прерывистая. Несмотря на некоторое анатомическое сходство, по деталям строения листья 3 последних видов

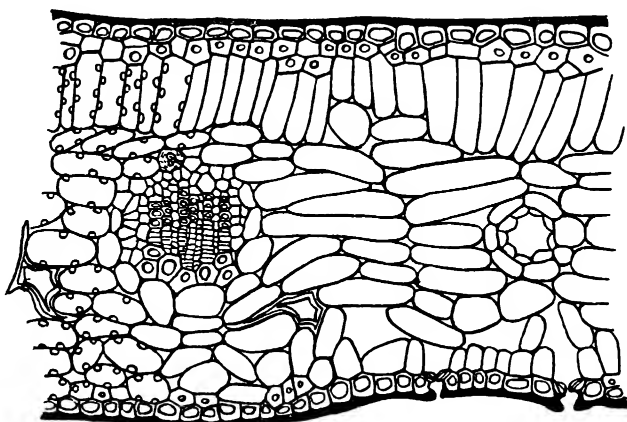


Рис. 4. *Agathis australis* (D. Don) Salisb.

хорошо различаются. Так, у *A. brownii* листья наиболее толстые, гиподерма однорядна, палисада состоит из 2 рядов клеток разной длины, смоляные ходы значительно мельче пучков, склереиды, как правило, отсутствуют (рис. 5). У *A. moorei* листья самые тонкие, гиподерма сходна с таковой у *A. brownii*, палисада однорядная, смоляные ходы равны проводящим пучкам или крупнее их, склереиды очень редкие или совсем отсутствуют (рис. 6).

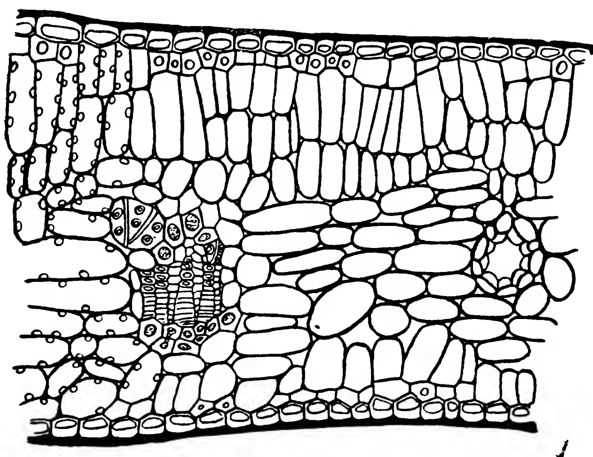


Рис. 5. *Agathis brownii* (Lem.) Bail.

Из 3 рассматриваемых видов у *A. obtusa* листья самые широкие, но по толщине занимают промежуточное положение. Характерные признаки листьев: наличие с адаксиальной стороны дополнительных толстостенных элементов гиподермы, местами образующих второй ряд клеток; как правило, однорядная палисада, промежуточные размеры смоляных ходов и наличие в мезофилле склереид.

A. lanceolata (рис. 7) имеет самые тонкие листья из 10 исследованных видов. Гиподерма состоит из немногочисленных в основном толстостен-

ных элементов, образующих один прерывистый ряд. Наличие крупных смоляных ходов, по размерам превышающих проводящие пучки, сближает этот вид с *A. moorei*, но отсутствие палисады надежно отличает его от остальных исследованных видов.

A. philippinensis. Гиподерма с адаксиальной стороны листа сплошная, как и у *A. australis*, но в отличие от него она состоит из 1 ряда тонкостенных элементов, лишь изредка прерываемых толстостенными.

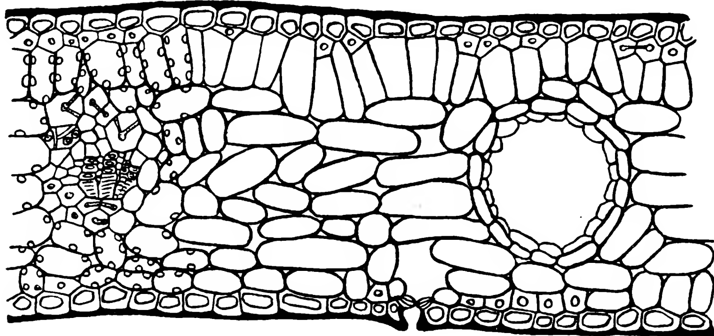


Рис. 6. *Agathis moorei* (Lindl.) Mast.

С абаксиальной стороны прерывистый слой гиподермы имеет такое же соотношение составляющих ее элементов. Ясно выражен 1 ряд палисады, смоляные ходы, в отличие от всех других видов, сжаты в дорзивентральном направлении, склереиды присутствуют постоянно.

A. vitiensis. Листья по характеру гиподермы сходны с листьями *A. australis*, но отличаются от них преобладанием тонкостенных элементов. Палисада состоит, как правило, из 1 ряда клеток, но иногда, особенно в более толстых листьях, намечается второй ряд. Крупные склереиды часто развиваются на месте клеток палисады, и тогда кажется, что они подвешены к гиподерме. И, наконец, необходимо отметить характерные только для этого вида выпуклые наружные оболочки клеток абаксиальной эпидермы.

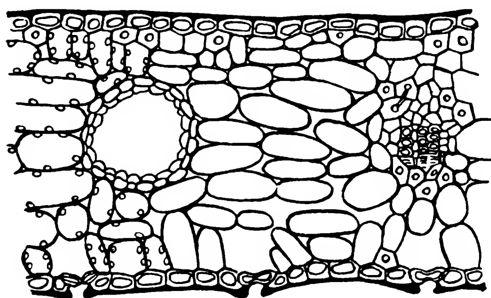


Рис. 7. *Agathis lanceolata* (Panch.) Warb.

Остальные 3 вида — *A. ovata*, *A. alba* и *A. microstachya* — отличаются от предыдущих наличием 2 расположенных один над другим смоляных ходов в промежутке между пучками. В полиморфных листьях *A. alba* между пучками может располагаться и по одному смоляному ходу, но в этом случае ходы смещены от центра мезофилла то вверх, то вниз (попеременно). У всех трех видов смоляные ходы мельче проводящих пучков. Несмотря на эти общие черты, каждый из этих видов имеет и свои отличительные признаки. Так, у *A. microstachya* листья самые тонкие в этой группе. Гиподерма с обеих сторон листа однорядная и сплошная, состоит из тонкостенных элементов, изредка прерываемых толстостенными. Палисада однорядная. Склеренхимные элементы в пучке немногочисленные: над ксилемой 3—4 клетки, под флоэмой 5—7. Склереиды встречаются редко.

У *A. ovata* (рис. 8) листья самые толстые из всех исследованных видов, снаружи они покрыты мощным слоем кутикулы. Гиподерма развита хорошо; с адаксиальной стороны в верхнем сплошном слое толстостенных

элементов ее несколько больше, чем в листьях *A. microstachya,* а второй слой, изредка прерываемый клетками палисады, почти целиком состоит из толстостенных волокон. С абаксиальной стороны имеется один сплошной слой тонкостенных клеток. Изредка к нему примыкают толстостенные элементы. Смоляных ходов по 2 между пучками, они располагаются в мезофилле таким же образом, как и у *A. microstachya.* Иногда с адаксиальной стороны смоляные ходы могут контактировать с гиподермой. Склеренхимные элементы пучка наиболее обильны по сравнению с листьями всех видов: над ксилемой их может быть 10—12 и столько же под флоэмой. В мезофилле очень много астросклереид. Они достигают больших размеров и имеют особенно толстые оболочки. Иногда встречаются скле-

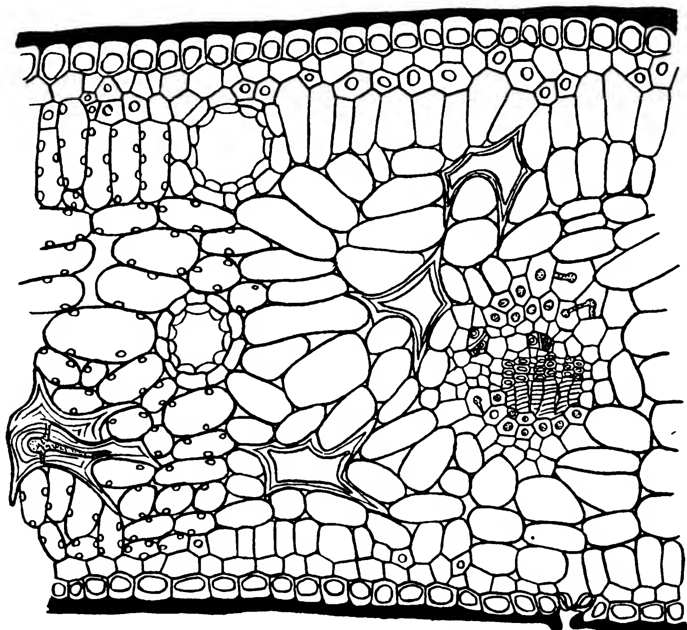


Рис. 8. *Agathis ovata* Warb.

реиды, образовавшиеся на месте клеток палисады. Вообще листья этого вида наиболее богаты механической тканью.

A. alba по строению листьев занимает промежуточное положение между *A. microstachya* и *A. ovata.* Гиподерма с обеих сторон листа однорядная сплошная, толстостенных элементов больше, чем у *A. microstachya.* Палисада, как правило, однослойная, лишь изредка образуется нечеткий второй слой ее из более коротких клеток. Склеренхима пучков развита сильнее, чем у *A. microstachya,* и слабее, чем у *A. ovata.* В отличие от этих 2 видов число и расположение смоляных ходов у *A. alba* могут варьировать (см. выше). Склереид в листе этого вида заметно больше, чем у *A. microstachya,* они более тонкие и изящные, чем у *A. ovata.* По числу склеренхимных элементов в пучке *A. alba* также занимает промежуточное положение между двумя предыдущими видами.

Строение листьев видов рода *Podocarpus* секции *Nageia*

Как уже отмечалось, с *Agathis* по морфологии листа очень сходны широколистные виды рода *Podocarpus.* Однако по анатомии они резко различны. У имеющихся в нашем распоряжении 4 видов подокарпуса (см. таблицу) листья построены весьма сходно, поэтому достаточно привести описание только для одного вида, например для *P. nagi* (рис. 9).

С обеих сторон листа к однослойной эпидерме примыкает гиподерма, состоящая, как правило, из одного сплошного слоя однородных клеток

многоугольной формы (на поперечном срезе листа) с сильно утолщенными и лигнифицированными оболочками. Палисада развивается только с адаксиальной стороны, местами к первому слою ее примыкают более короткие клетки второго слоя. В губчатой ткани рассеяны склереиды, в поперечном сечении имеющие вид мелких округлых толстостенных одревесневших клеток. Характер этих элементов резко отличен от астросклереид агатиса. В проводящих пучках отсутствует склеренхима, представляющая харак-

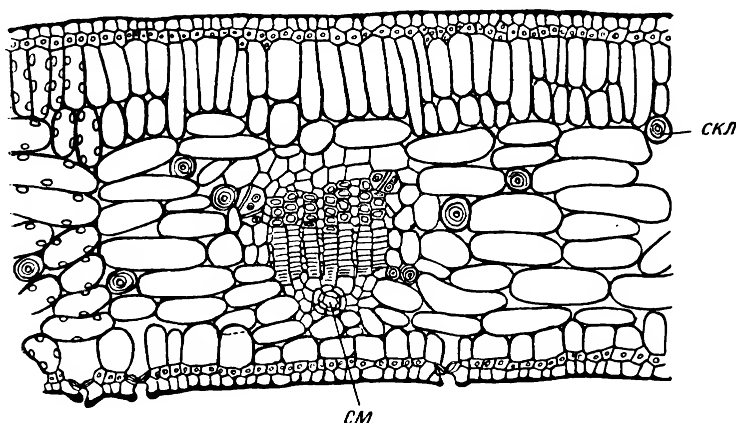


Рис. 9. *Podocarpus nagi* (Thunb.) Mak.
см — смоляной ход, *скл* — склеренхимный элемент мезофилла.

терную черту пучков агатиса. Очень мелкие смоляные ходы в листьях исследованных видов подокарпуса располагаются, в отличие от листьев агатиса, по одному под флоэмой пучков.

Заключение

Исследование 10 видов рода *Agathis* показало, что, несмотря на общий план строения листа по отдельным анатомическим признакам (качественным и в меньшей степени количественным), их можно надежно различать между собой. Эти диагностические признаки следующие: характер гиподермы, отсутствие или наличие палисады и число ее рядов, относительный размер смоляных ходов, их число и расположение в мезофилле, степень склерофикации проводящих пучков, а также наличие астросклереид и их густота.

Некоторые авторы (Dallimore a. Jackson, 1966) *A. philippinensis* считают разновидностью A. Alba. Исследование анатомии листьев показало, что *A. philippinensis* можно считать самостоятельным видом.

Как уже отмечалось для цветковых растений (Василевская, 1965), экологические условия определенным образом влияют на становление структуры органов растения, в том числе и на строение листьев, в процессе эволюции. Эти же закономерности наблюдаются и в роде *Agathis*. Так, листья *A. moorei* и *A. lanceolata* мезоморфные (наиболее тонкие, слабо склерофицированные). Строение же мелких, но толстых листьев *A. ovata* (сильно развитая гиподерма, обилие крупных с сильно утолщенными оболочками астросклереид, большое число склеренхимных элементов в проводящих пучках) заставляет предполагать, что он обитает в более засушливых условиях. И действительно, *A. ovata* — самое низкорослое из всех агатисов, обычно одиночное дерево — является обитателем засушливых открытых мест в хребтах и на склонах юга Новой Каледонии.

Изучение анатомии листьев 10 видов показало, что род *Agathis* отличается от *Araucaria* — второго рода сем. *Araucariaceae* — по анатомическим признакам. Эти признаки агатисов следующие: диморфный

характер элементов гиподермы, однородность клеток губчатой ткани, наличие двусторонней склеренхимной обкладки в пучке (над ксилемой и под флоэмой) и очень небольшое число клеток трансфузионной ткани. Учитывая большую древность семейства и резкие различия в анатомии листа его двух родов, мы считаем, что род *Agathis* заслуживает более высокого систематического ранга. Мнение об этом уже высказывалось ранее (Janchen, 1949), правда, оно основывалось лишь на внешних морфологических данных. Различия между родами наблюдаются и в строении эпидермы, что подробно будет освещено в другой нашей работе.

И последнее. Несмотря на большое морфологическое сходство, анатомически листья агатиса четко отличаются от листьев широколиственных видов подокарпуса по особенностям проводящих пучков и гиподермы, а также по локализации смоляных ходов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА AGATHIS ПО СТРОЕНИЮ ЛИСТЬЕВ НА ПОПЕРЕЧНОМ СРЕЗЕ

1. Смоляные ходы расположены всегда по одному в центре мезофилла в промежутке между пучками . . . . 2.
+ Смоляные ходы расположены по два между пучками, а если по одному, то смещены от центра мезофилла то вверх, то вниз попеременно 8.
2. Гиподерма на адаксиальной стороне сплошная . . . . 3.
+ Гиподерма на адаксиальной стороне прерывистая . . . . 5.
3. Гиподерма с преобладанием толстостенных элементов, местами двуслойная . . . . *A. australis*.
+ Гиподерма с преобладанием тонкостенных элементов, как правило, однослойная . . . . 4.
4. Наружные оболочки эпидермальных клеток с адаксиальной стороны листа выпуклые . . . . *A. vitiensis*.
+ Наружные оболочки прямые . . . . *A. philippinensis*.
5. (3) Смоляные ходы крупнее проводящих пучков . . . . 6.
+ Смоляные ходы мельче проводящих пучков или равны им . . . . 7.
6. Палисада однорядная, хорошо выраженная . . . . . *A. moorei*.
+ Палисада отсутствует . . . . *A. lanceolata*.
7. (5) Склереиды довольно обильные . . . . *A. obtusa*.
+ Склереиды очень редкие (не на каждом срезе) . . . . *A. brownii*.
8. (1) Адаксиальная гиподерма всегда однослойная, с преобладанием тонкостенных элементов . . . . 9.
+ Адаксиальная гиподерма двуслойная, с преобладанием толстостенных элементов . . . . *A. ovata*.
9. Листья тонкие, склереиды очень редкие, общее число склеренхимных элементов в проводящем пучке 8—10 . . . . *A. alba*.
+ Листья более толстые, с обильными склереидами, общее число склеренхимных элементов в проводящем пучке 15—20 . . *A. microstachya*.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. (1962). Сравнительное изучение эпидермиса и устьиц листьев семейства *Cycadaceae*. Бот. журн., 47, 6 : 808—820. — Василевская В. К. (1965). Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана. В сб.: Проблемы современной ботаники, II : 8—17. — Васильева Г. В. (1969). Материалы к сравнительной анатомии листьев видов *Araucaria* Juss. Бот. журн., 54, 3 : 448—459. — Кемпбелл Д. (1948). Ботанические ландшафты земного шара. — Свешникова И. Н. (1952). Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои. ДАН СССР, нов. сер., 84, 1 : 135—137. — Aubrévile A. (1965). Les reliques de la flore des Conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle Calédonie. Adansonia, 5, 4 : 481—492. — Baker R. T. a. H. G. Smith. (1910). A research on the pines of Australia. Techn. Educat. ser., 16, Sydney. — Barsali E. (1909). Studio sul gen. *Araucaria* Juss. Atti Soc. Toscana Sci. Natur., 25 : 1—42. — Bertrand C. E. (1874). Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. Ann. Sci. Natur. Bot., 5 ser., 20 : 5—153. — Chamberlain C. J. (1935). Gymnosperms. Structure and evolution. — Colleau C. (1968). Anatomie comparée des feuilles de

Picea. Cellule, 67, 2 : 187—257. — Cookson J. S. a. S. L. Duigan. (1951). Tertiary *Araucariaceae* from South Eastern Australia, with notes on living species. Austral. Journ. Sci. Res., ser. B, 4 : 415—449. — Dallimore W. a. A. B. Jackson. (1966). A handbook of *Coniferae* including *Ginkgoaceae.* — Dixon W. (1906). The plants of New South Wales. — Florin R. (1931). Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales.* I. Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen. Kgl. Svenska Vet. Acad. Handl., 3 ser., 10, 1 : 1—588. — Florin R. (1963). The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Berg., 20, 4 : 122—312. — Jährig M. (1962). Beiträge zur Nadelanatomie der Gattung *Pinus* L. Willdenowia, 3, 2 : 323—366. — Janchen E. (1949). Das System der Koniferen. — Kirk T. (1889). The forest flora of New Zealand. Folio 15. Wellington. — Li Hui-lin. (1953). Present distribution and habitats of the conifers and taxads. Evolution, 7, 3 : 245—261. — Mahlert A. (1885). Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Koniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Bot. Cblt., 24 : 54—312. — Masters M. T. (1891). Review of some points in the comparative morphology, anatomy and life history of the *Coniferae.* Journ. Linn. Soc. London, 28 : 236—332. — Napp-Zinn K. (1966). Anatomie des Blattes. I. Gymnospermen. Handb. Pflanzenanatomie, VII. T. I. — Orr M. (1937). On the value for diagnostic purpose of certain anatomical features of conifer leaves. Notes Bot. garden Edinburgh, 19, 94 : 255—266. — Pilger R. (1926). *Gymnospermae.* I. *Coniferae.* Nat. Pflanzenfamil., 13 : 1—147. — Rao A. R. a. M. Sharma. (1968). On the sclereids of three species of *Agathis.* Proceed. Nat. Inst. Sci. India, 34B, 5 : 244—254. — Seward A. C. a. S. O. Ford. (1906). The *Araucariaceae*, recent and extinct. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 198B : 305—411. — Thomson R. B. (1913). On the comparative anatomy and affinities of the *Araucariineae.* Phil. Trans. Roy. Soc. London, 204B, 303 : 1—50.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 22 I 1971).

УДК 581.3 : 581.331 : 582.59

Г. И. Савина

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *OPHRYS INSECTIFERA* L.

С 2 таблицами рисунков

G. I. SAVINA. DEVELOPMENT OF EMBRYO SAC IN *OPHRYS INSECTIFERA* L.

У *Ophrys insectifera* (сем. *Orchidaceae*) ход макроспорогенеза изменчив: в большинстве случаев он завершается образованием четырех Т-образно расположенных макроспор, однако иногда в результате дегенерации верхней клетки диады возникает ряд из трех клеток.

Зародышевый мешок *O. insectifera* — моноспорического типа. Зрелый зародышевый мешок состоит, как правило, из трех клеток яйцевого аппарата (яйцеклетка и две синергиды) и центральной клетки с тремя ядрами: полярным и двумя халазальными; в ряде случаев халазальные ядра объединяются в одно крупное ядро. Выдвинуто предположение о том, что возможной причиной изменчивости макроспорогенеза и поведения ядер зародышевого мешка являются колебания трофического баланса семяпочек; на фоне весьма ограниченного снабжения семяпочек питательными веществами эти колебания могут вызывать изменения в поведении ядер женской генеративной сферы.

Большое семейство орхидных в силу целого ряда специфических особенностей (редукция женской генеративной сферы, нарушение процесса двойного оплодотворения и др.) является весьма ценным объектом для исследования, однако эмбриологически оно все еще мало изучено, а имеющиеся в литературе сведения часто противоречивы. Необходимо дальнейшее углубленное исследование этого семейства, которое позволит вскрыть закономерности, лежащие в основе своеобразно протекающих здесь эмбриологических процессов.

В качестве объекта исследования был использован вид *Ophrys insectifera* L. Материал собирался в районе станции Пудость (Ленинградская область). Для фиксации использовались смесь Навашина (10 см^3 1%-го раствора хромовой кислоты, 4 см^3 16%-го раствора формалина, 1 см^3 ледяной уксусной кислоты) и жидкость Карнуа (6 см^3 абсолютного спирта,

3 $см^3$ хлороформа, 1 $см^3$ ледяной уксусной кислоты). Проводка материала осуществлялась общепринятыми цитологическими методами (Навашин, 1934). Срезы делались толщиной 15 мк. При окраске препаратов использовались реакция Фёльгена с подкраской светло-зеленым и гематоксилин Гейденгайна с подкраской конго-красным.

Археспориальная клетка у *O. insectifera,* как и у других видов орхидных, располагается под эпидермисом (табл. I, *1*) и становится непосредственно материнской клеткой макроспор. В некоторых случаях у этого вида наблюдаются две археспориальные клетки (табл. I, *6*). Обе клетки могут развиваться далее, что в конечном итоге приводит к образованию двух зрелых зародышевых мешков и развитию в них зародышей (табл. II, *7*).

В результате асимметричного деления макроспороцита образуются две клетки, из которых микропилярная имеет меньшие размеры. Дальнейшая судьба верхней клетки диады изменчива: она может делиться, несколько запаздывая по сравнению с делением нижней клетки, в результате чего образуется тетрада макроспор (табл. I, *2, 3*). Реже верхняя клетка диады рано проявляет признаки депрессии, а затем постепенно дегенерирует, при этом после деления нижней клетки диады возникает ряд из трех клеток (табл. I, *5*). Последнее свойственно многим видам орхидных — *Epipactis latifolia* (Hagerup, 1945), *Epipogium aphyllum* (Afzelius, 1954), *Calanthe veitchii*, *Dendrobium nobile* (Поддубная-Арнольди, 1964). И, наконец, в некоторых случаях у *O. insectifera* деления происходят в обеих клетках диады, однако в верхней не образуется клеточная стенка.

Макроспорогенез у *O. insectifera* несколько отличается от аналогичного процесса у исследованного М. В. Сеняниновой (1924) другого вида *Ophrys* — *O. myodes*: у последнего всегда образуется ряд из трех клеток и никогда не наблюдается тетрада макроспор.

Нижняя макроспора *O. insectifera* в дальнейшем делится, образуя двухъядерный зародышевый мешок, халазальное ядро которого в большинстве случаев меньше микропилярного (табл. I, *7*). Затем халазальное и микропилярное ядра одновременно делятся, в результате чего возникает четырехъядерный зародышевый мешок; халазальные ядра его также меньше микропилярных. В центральной части зародышевого мешка на этом этапе развития видна большая вакуоль. Цитоплазма сосредоточена в основном в микропилярном и халазальном концах, причем в халазальном конце зародышевого мешка ее значительно меньше, а на боковых сторонах его цитоплазма видна в виде тонких тяжей (табл. I, *8*).

Далее два ядра, находящиеся в микропилярной части зародышевого мешка, делятся, тогда как халазальные ядра в большинстве случаев к митозу не приступают (табл. I, *10, 11*); хотя в некоторых случаях деление их все же имеет место, но при этом наблюдаются нарушения митоза, и, судя по размерам ядер в халазальной части зародышевого мешка (табл. I, *15*), по-видимому, может возникать реституционное ядро. Следует отметить также, что к делению может приступить только одно из халазальных ядер (табл. I, *14*). В ряде случаев два ядра, находящиеся в халазальной части зародышевого мешка, проявляют признаки значительной депрессии: наблюдается уменьшение их размеров, деформация, сильная степень хроматизации (табл. I, *12, 13*).

Полностью сформированный зародышевый мешок *O. insectifera* состоит из яйцевого аппарата и центральной клетки. Ядро яйцеклетки несколько крупнее ядер синергид и содержит одно довольно большое ядрышко. Микропилярную часть яйцеклетки занимает большая вакуоль; цитоплазма сосредоточена в основном вокруг ядра и лишь тонкий слой ее виден у боковых стенок клетки (табл. II, *2—6*).

В центральной клетке имеется в большинстве случаев три ядра: верхнее полярное и два халазальных. Последние обычно приближаются к верхнему полярному ядру и вступают с ним в контакт (табл. II, *1, 2*). Эту группу, состоящую из трех ядер, можно наблюдать поблизости от яйцевого аппарата.

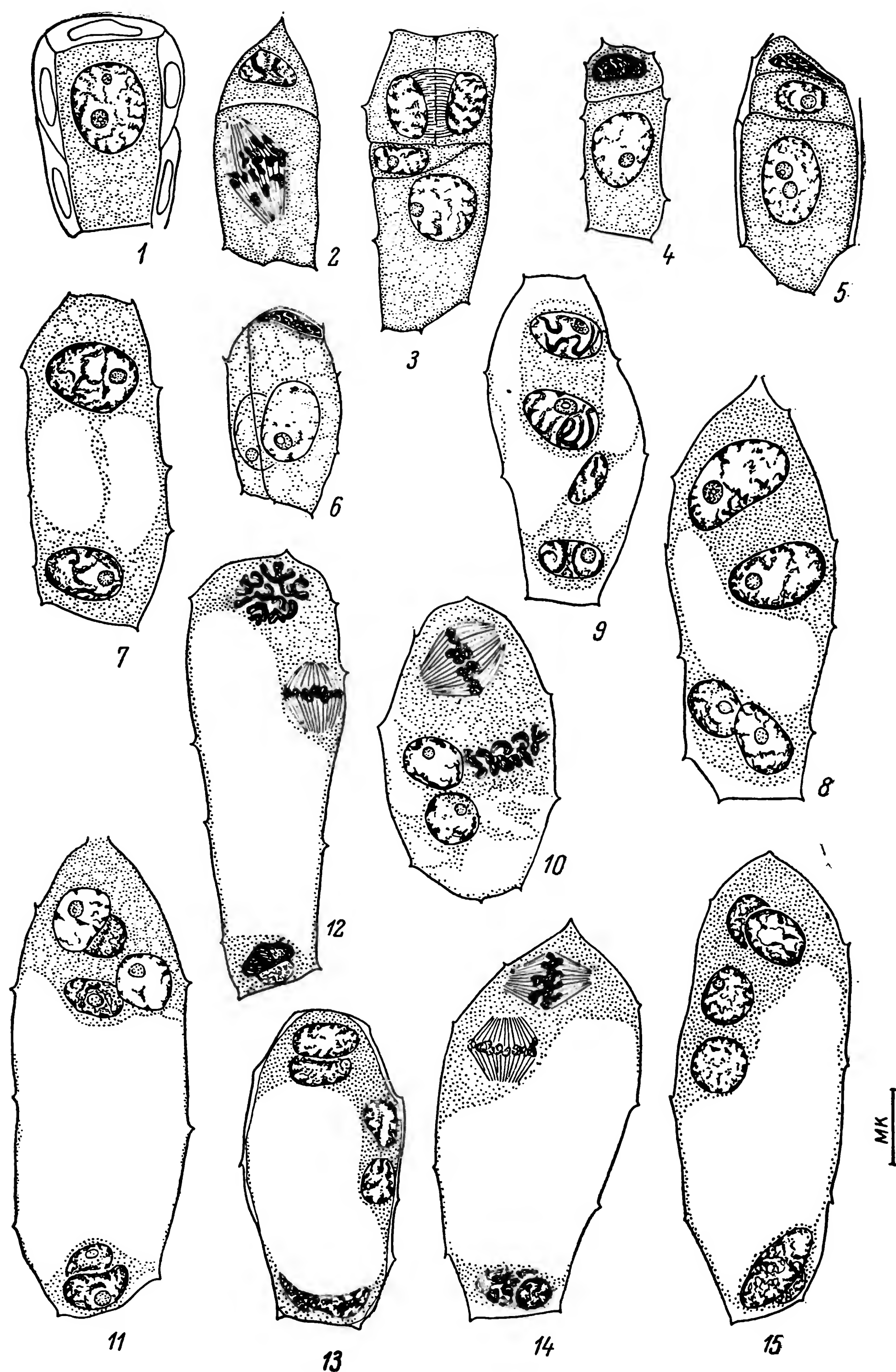


Таблица I

Макроспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera*.

1 — археспориальная клетка; *2—3* — образование тетрады макроспор; *4—5* — образование ряда из трех клеток; *6* — макроспороцит и диада клеток в одной семяпочке; *7* — двухъядерный зародышевый мешок; *8* — четырехъядерный зародышевый мешок; *9—10* — деления ядер в четырехъядерном зародышевом мешке; *11* — шестиядерный зародышевый мешок; *12—13* — депрессия ядер в халазальной части зародышевого мешка; *14* — деление одного из халазальных ядер; *15* — шестиядерный зародышевый мешок, одно из халазальных ядер имеет более крупные размеры (по-видимому, результат эндомитоза).

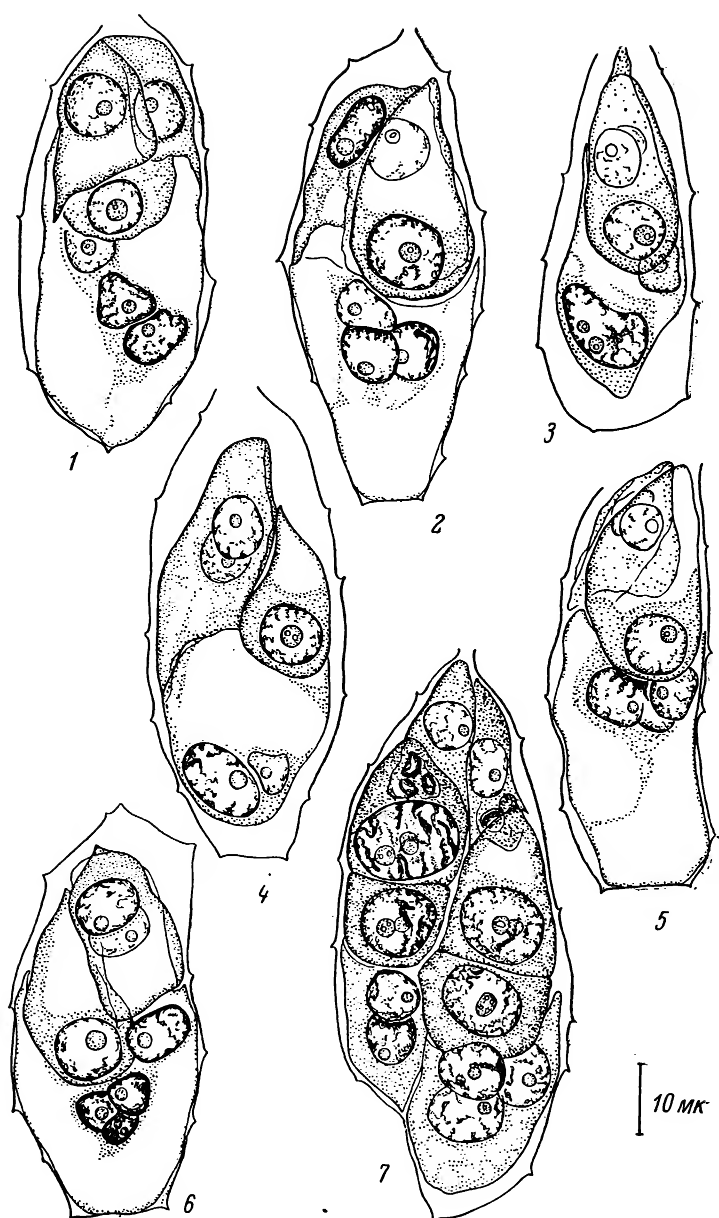


Таблица II

Зрелые зародышевые мешки и полиэмбриония у *Ophrys insectifera*.

1 — зародышевый мешок, в центральной клетке которого три ядра: верхнее полярное и два халазальных; халазальные ядра приближаются к верхнему полярному ядру; *2* — зародышевый мешок, в центральной клетке которого три ядра находятся в контакте друг с другом; *3* — в центральной клетке зародышевого мешка два ядра: верхнее полярное и крупное халазальное; *4* — зародышевый мешок; в халазальной части центральной клетки верхнее полярное и халазальное ядра, находящиеся в контакте; *5* — зародышевый мешок; верхнее полярное и халазальное ядра центральной клетки в контакте вблизи от яйцевого аппарата; *6* — в центральной клетке зародышевого мешка четыре ядра: верхнее полярное и три халазальных; *7* — полиэмбриония.

Реже в центральной клетке зародышевого мешка имеется два ядра: верхнее полярное и крупное халазальное (табл. II, *3*), которое, по-видимому, образуется в результате объединения ядер халазальной части зародышевого мешка. В этом случае ядра, как правило, также вступают в контакт друг с другом, и вблизи яйцевого аппарата можно наблюдать группу, состоящую из двух ядер (табл. II, *5*). Иногда же эта группа располагается в халазальной части зародышевого мешка (табл. II, *4*).

В некоторых редких случаях в центральной клетке зрелого зародышевого мешка *O. insectifera* имеются четыре ядра: верхнее полярное и три халазальных (табл. II, *6*). Такое число халазальных ядер обусловливается тем, что (как уже указывалось выше) на более ранних этапах развития только одно из двух халазальных ядер зародышевого мешка может делиться, тогда как другое в митоз не вступает.

Ядра зрелого зародышевого мешка исследованного нами вида различаются между собой по интенсивности реакции Фёльгена: ядра яйцевого аппарата и полярное ядро дают относительно слабую реакцию, тогда как реакция халазальных ядер выражена сильнее.

Зародышевый мешок *O. insectifera* отличается по строению от зародышевого мешка *O. myodes*. У последнего, согласно наблюдениям Сенянииновой (1924), он менее редуцирован и состоит из яйцевого аппарата и центральной клетки с двумя полярными и тремя антиподальными ядрами; все ядра центральной клетки у *O. myodes* перед контактом со спермием могут сливаться в одно крупное халазальное ядро.

Как известно, в семействе орхидных четко выявляется общая тенденция к редукции женской генеративной сферы (Баранов, 1925; Swamy, 1949; Поддубная-Арнольди, 1964, и др.), которая выражается в сокращении числа делений, приводящих к формированию зародышевого мешка, уменьшении в нем числа ядер, редукции антиподального аппарата, ослаблении интенсивности окислительных процессов. Наряду с общей тенденцией к редукции женской половой сферы, характерной для всего семейства в целом, в ряде случаев в пределах одного и того же вида наблюдается изменчивость в протекании процессов, ведущих к формированию женского гаметофита. Наиболее подробному анализу это явление было подвергнуто в работе Броуна и Шарпа (Brown a. Sharp, 1911). Согласно их данным, у *Epipactis pubescens* в итоге макроспорогенеза может возникать либо тетрада макроспор, либо ряд из трех клеток. Они считают, что различное протекание макроспорогенеза здесь зависит от расположения веретена при первом делении мейоза. При асимметричном расположении его, т. е. когда веретено лежит ближе к микропилярному полюсу макроспороцита, в итоге макроспорогенеза образуется ряд из трех клеток и зародышевый мешок развивается из нижней макроспоры (моноспорический тип развития зародышевого мешка). В том случае, когда веретено располагается в центре клетки, в ходе макроспорогенеза между образующимися в результате деления ядрами закладываются клеточные стенки, которые быстро исчезают; в конечном итоге возникает четырехъядерный ценоцит, дальнейшее развитие которого приводит к возникновению зрелого зародышевого мешка (тетраспорический тип развития зародышевого мешка). Авторы отмечают также, что большое значение для развития женской генеративной сферы имеют внешние условия, в которых находятся ядра, их питание.

Е. Н. Герасимова-Навашина (1955) считает, что в основе всех преобразований в процессе формирования женской генеративной сферы лежат общие закономерности развития клеток; указанные закономерности могут проявляться по-разному в зависимости от условий их осуществления; эти условия складываются в ходе онтогенеза того или другого вида растений. Касаясь редукции в развитии женской половой сферы у орхидных, Герасимова-Навашина объясняет ее недостаточным снабжением развивающегося зародышевого мешка питательными веществами. Действительно, как показал Свами (Swamy, 1948), плацента и семяпочки у представителей этого семейства полностью лишены сосудов.

Нам представляются убедительными объяснения вышеуказанных авторов причин редукции женской генеративной сферы у орхидных, однако остаются неясными причины вариабельности у них макроспорогенеза и строения зародышевого мешка.

Анализ развития репродуктивной системы у орхидных с позиций общих закономерностей развития клетки, как нам кажется, дает возможность объяснить отсутствие постоянства в ходе развития их женской генеративной сферы.

Известно, что завязь орхидных содержит огромное число семяпочек. Трудно себе представить, чтобы они в равной степени обеспечивались питанием. На фоне значительно меньшего по сравнению с другими покрытосеменными снабжения питательными веществами семяпочки орхидных, малейшие колебания в ее трофическом балансе, по-видимому, могут способствовать нарушению корреляции между элементами клетки-макроспороцита, влиять на ядерно-плазменное отношение. Можно предположить, что это в свою очередь приводит к изменению расположения динамического центра клетки и соответственно ее ядра. В результате оно может оказаться на разных расстояниях от микропилярного конца макроспороцита. В зависимости от того, насколько сильно сдвинут динамический центр клетки к микропилярному полюсу, варьируют размеры верхней клетки диады: в том случае, если веретено деления располагается очень близко к микропилярной части макроспороцита, образующаяся верхняя клетка диады в силу ядерно-плазменных корреляций оказывается неспособной к дальнейшему делению и постепенно дегенерирует. В результате, после деления нижней клетки диады образуется ряд из трех клеток; когда же веретено деления располагается ближе к середине клетки, верхняя клетка диады оказывается несколько крупней и способной к делению, после завершения которого образуется тетрада макроспор.

Можно предположить, что аналогичные колебания в трофическом балансе семяпочек на более поздних этапах их развития могут влиять на ядерно-плазменные корреляции в женском гаметофите орхидных; в результате этого ядра центральной клетки могут объединяться, и зародышевый мешок, таким образом, может содержать разное число ядер.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1925). О редукции женского полового поколения в семействе *Orchidaceae*. Бюлл. Средне-Азиатск. гос. унив., 10. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1955). Двойное оплодотворение, его природа и происхождение. Докт. диссерт., БИН, Л. — Навашин М. С. (1934). Методика цитологического исследования для селекционных целей. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей семейства орхидных. Бюлл. Гл. бот. сада, 54. — Сеннинова М. В. (1924). К эмбриологии орхидных *Ophrys myodes* Jacq. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Afzelius K. (1954). Embryo sac development in *Epipogium aphyllum*. Svensk. Bot. Tidskr., 48, 2. — Brown W. H. a. L. L. W. Sharp. (1911). The embryo sac of *Epipactis*. Bot. Gaz., 52, 6. — Hagerup O. (1945). Facultative parthenogenesis and haploidy in *Epipactis latifolia*. Dansk. Vidensk. selsk. biol. medd., 19, 11. — Swamy B. G. L. (1948). Vascular anatomy of orchid flowers. Bot. Mus. Leaf. 13, 4. — Swamy B. G. L. (1949). Embryological studies in the *Orchidaceae*. Amer. Midl. Natur., 41, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 IV 1971).

УДК 582.35 (47+57)

А. Е. Бобров

СЕМЕЙСТВА ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫХ ФЛОРЫ СССР

A. E. BOBROV. FAMILIES OF PTERIDOPHYTA IN THE U. S. S. R. FLORA

Принятое в первом томе «Флоры СССР» деление папоротникообразных на семейства и подсемейства в настоящее время является недостаточным. Обширные морфолого-анатомические исследования английских морфологов и систематиков позволили уточнить и изменить границы подсемейств, принятых еще Дильсом (Diels, 1899—1900). В статье указываются главные вехи в установлении новых таксонов выше рода для *Pteridophyta* (Christensen, 1938; Ching, 1940; Pichi Sermolli, 1970а, б). Приведен перечень из 27 семейств, включающих 51 род с 200—210 видами вместо 10 семейств с 38 родами и 165 видами в первом томе «Флоры СССР» (1933), уточнены авторы семейств и родов; в скобках после авторов и дат публикации семейств указаны подсемейства, принятые во «Флоре СССР», а после названий родов и авторов родов — в скобках число видов.

Подготавливая к печати рукопись о папоротникообразных для «Флоры Европейской части СССР», мы столкнулись с тем, что принятое во «Флоре СССР» (Фомин, 1933; Ильин, 1933) деление их на семейства и подсемейства, соответствующее обработке Дильса (Diels, 1899—1900), в настоящее время недостаточно. В обработках *Pteridophyta* для «Flora Europaea» (1964) ряд семейств назван неправильно, не указаны авторы семейств и даты их публикации.

Вместо 10—20 семейств, принятых до начала второй мировой войны, мы имеем в настоящее время 129 названий семейств *Pteridophyta* (Pichi Sermolli, 1970б). Основой для установления большого числа семейств у папоротникообразных послужило углубленное исследование проводящей системы корневищ и черешков, жилкования пластинок, а также морфологии спор. Отправной точкой для морфолого-анатомических исследований явилась капитальная монография Боуэра (Bower, 1923—1928), а также «Index Filicum». Под влиянием этой работы и добавлений к ней (Christensen, 1906, 1934) стала проявляться продолжающаяся и в настоящее время тенденция к повышению секций до ранга родов, а триб и подсемейств — до семейств.

Основой для установления семейств послужила обработка Карлом Христенсеном папоротникообразных для энциклопедии птеридологии — «Manual of pteridology» (Verdoorn ed., 1938), а первой работой в этом новом направлении явилась статья ученика Христенсена Циня (Ching, 1940) об естественной классификации семейства «*Polypodiaceae*». В этой работе в пределах одного сборного семейства вычленяются 33 новых семейства, часто в результате изменения ранга подсемейств Христенсена. Следует отметить, что эти новые семейства Циня, как правило, не сопровождаются латинским диагнозом или ссылкой на латинский диагноз трибы или подсемейства, ранее правильно опубликованных. Законно опубликованы лишь пять из них. Всего Цинем описано в разные годы 10 семейств.

Наибольшее число семейств (13) установил Пики Сермолли. В его публикациях (Pichi Sermolli, 1970а, б) подведен итог работы по установлению семейств у папоротникообразных. Оказалось, что из 129 семейств папоротникообразных 76 (65%) правильно опубликованы.

В расчленении папоротникообразных на отделы, классы и подклассы мы следуем Кронквисту, Тахтаджяну и Циммерману (1966), а в делении на семейства — Пики Сермолли (1970б).

Ниже мы приводим перечень папоротникообразных флоры СССР по семействам. В скобках после даты публикации семейства указаны соответствующие ему таксоны, принятые в первом томе «Флоры СССР», а также относящиеся к ним роды. После авторов родов в скобках указывается число их видов во флоре СССР.

Список семейств не содержит названий работ, в которых они были описаны; библиография их включена в список литературы в конце статьи.

Divisio **POLYPODIOPHYTA** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Classis **POLYPODIATAE** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Subclassis **POLYPODIIDAE** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Fam. *Hymenophyllaceae* Link, 1833 — *Hymenophyllum* L. (1), *Trichomanes* L. (1), *Vandenbosinia* Copel. (1).
Fam. *Woodsiaceae* (Diels in Engl. et Prantl) Herter, 1949 (*Woodsieae* Diels) — *Woodsia* R. Br. (10).
Fam. *Athyriaceae* Alston, 1956 (*Aspidieae* Diels, p. p.) — *Athyrium* Roth (12), *Cystopteris* Bernh. (6), *Diplazium* Sw. (2).
Fam. *Onocleaceae* Pichi Sermolli, 1970a (*Aspidieae* Diels p. p.) — *Onoclea* L. (1), *Matteuccia* Tod. (2).
Fam. *Dryopteridaceae* Ching, 1965 (*Aspidieae* Diels p. p.) — *Dryopteris* Adans. (24), *Gymnocarpium* Newm. (7), *Polystichum* Roth (18), *Polystichopsis* (J. Sm.), *Holttum* (2), *Phegopteris* Fée (2).
Fam. *Thelypteridaceae* Pichi Sermolli, 1970a (*Aspidieae* Diels p. p.) — *Thelypteris* Schott (2), *Oreopteris* Holub (2).
Fam. *Dennstaedtiaceae* Pichi Sermolli, 1970a (*Davalliae* Diels) — *Microlepia* C. Presl (2).
Fam. *Aspleniaceae* Mettenius ex Frank in Leunis, 1877 (*Asplenieae* Diels p. p.) — *Asplenium* L. (26), *Ceterach* Garsault (1), *Phyllitis* Hill (2), *Camptosorus* Link (1).
Fam. *Blechnaceae* (C. Presl) Copel., 1947 (*Asplenieae* Diels p. p.) — *Blechnum* L. (2).
Fam. *Hemionitidaceae* Pichi Sermolli, 1966 (*Pterideae* Diels p. p., *Asplenieae* Diels p. p.) — *Anogramma* Link (1), *Pleurosoriopsis* Fom. (1), *Coniogramme* Fée (1).
Fam. *Cryptogrammaceae* Pichi Sermolli, 1963 (*Pterideae* Diels p. p.) — *Cryptogramma* R. Br. (4).
Fam. *Sinopteridaceae* Koidzumi, 1934 (*Pterideae* Diels p. p.) — *Cheilanthes* Sw. (4), *Notholaena* R. Br. (1).
Fam. *Plagiogyriaceae* Bower, 1926 — *Plagiogyria* Mett. (1).
Fam. *Adiantaceae* (C. Presl) R.-C. Ching, 1940 (*Pterideae* Diels p. p.) — *Adiantum* L. (2).
Fam. *Hypolepidaceae* Pichi Sermolli, 1970a (*Pterideae* Diels p. p.) — *Pteridium* Scop. (1).
Fam. *Polypodiaceae* Berchtold et J. Presl, 1820 (*Polypodeae* Diels) — *Polypodium* L. (6), *Lepisorus* R.-C. Ching (3), *Cyclophorus* Desv. (1).

Subclassis **OSMUNDIDAE** Pichi Sermolli, 1958

Fam. *Osmundaceae* Berchtold et J. Presl, 1820 — *Osmunda* L. (2), *Osmundastrum* C. Presl (2).

Subclassis **SALVINIIDAE** Pichi Sermolli, 1958

Fam. *Salviniaceae* Dumortier, 1829 — *Salvinia* Adans. (1).

Subclassis **MARSILEIDAE** Pichi Sermolli, 1958

Fam. *Marsileaceae* Mirbel in Lam. et Mirbel, 1802 — *Marsilea* L. (3).
Fam. *Pilulariaceae* Berchtold et J. Presl, 1820 — *Pilularia* L. (1).

Subclassis **OPHIOGLOSSIDAE** Cronq. Takth., W. Zimm., 1966

Fam. *Ophioglossaceae* (R. Br.) Agardh, 1820 — *Ophioglossum* L. (4).
Fam. *Botrychiaceae* Nakai, 1949 (*Ophioglossaceae* R. Br., p. p.) — *Botrychium* Sw. (8).

Divisio **EQUISETOPHYTA** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Classis **E Q U I S E T A T A E** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Fam. *Equisetaceae* L. C. Rich. ex A. DC. in Lam. et DC., 1805 — *Equisetum* L. (13).

Divisio **LYCOPODIOPHYTA** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Classis **L Y C O P O D I A T A E** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Fam. *Lycopodiaceae* Beav. ex Mirbel in Lam. et Mirbel, 1802 — *Lycopodium* L. (8), *Lycopodiella* Holub (2), *Diphazium* Rothm. (4).
Fam. *Huperziaceae* Rothmaler, 1962 (*Lycopodiaceae* L. C. Rich.) — *Huperzia* Bernh. (4).
Fam. *Selaginellaceae* Willkomm in Willkomm et Lange, 1861 — *Selaginella* Beav. (9).

Classis **I S O E T A T A E** Cronq., Takht., W. Zimm., 1966

Fam. *Isoetaceae* Dumort., 1829 — *Isoetes* L. (4).

В результате просмотра отечественных флор и определителей (Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1966) и некоторых зарубежных публикаций (Miyabe a. Kudo, 1930; Tatewaki, 1957; Ohwi, 1965), а также наших подсчетов мы пришли к выводу, что на территории СССР произрастает около 200—210 видов папоротникообразных, группирующихся в 51 род и относящихся к 27 семействам. Для сравнения укажем, что во «Флоре СССР» указывалось 165 видов, относящихся к 38 родам и 10 семействам.
По нашему мнению, число видов может увеличиться на 5—10 после тщательной ревизии кавказских и дальневосточных видов *Dryopteris* и *Athyrium*.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. (1964). Сравнительный морфолого-анатомический анализ видов рода *Polypodium* флоры СССР. Бот. журн., 49, 4 : 534—545. — Бобров А. Е. (1967). Семейство *Osmundaceae* (R. Br.) Kaulf., его систематика и география. Бот. журн., 52, 11 : 1600—1610. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой. (1966). Определитель растений Приамурья и Приморья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Ильин М. М. (1933). *Equisetales, Lycopodiales.* Флора СССР, 1 : 100—128. — Кронквист А., А. Л. Тахтаджян, В. Циммерман. (1966). Высшие таксоны Embryobionta. Бот. журн., 51, 5 : 629—631. — Фомин А. В. (1933). *Filicales.* Флора СССР, 1 : 18—100. — Agardh C. A. (1820). Aphorismi Botanici, pars VIII, IX. — Alston A. H. G. (1956). The subdivision of the *Polypodiaceae.* Taxon, 5, 2 : 23—25. — Berchtold F. W. von et J. S. Prel. (1820). O Přirozenosti Rostlin Del I, II. — Bower F. O. (1923—1928). The Ferns, I—III. — Bower F. O. (1926). The dermal appendages of the ferns. Ann. Bot., 40, 158 : 479—490. — Ching R. C. (1940). On natural classification of the family *Polypodiaceae.* Sunyatsenia, 5, 4 : 201—268. — Ching R. C. (1965). A new fern family. Acta Phytotax. Sin., 10, 1 : 1—5. — Christensen C. (1906). Index Filicum. — Christensen C. (1934). Index Filicum, Suppl. III. — Christensen C. (1938). *Filicinae.* In: F. Verdoorn. Manual of Pteridology. — Copeland E. B. (1947). Genera Filicum. — Diels и др. (1899—1900). *Pteridophyta.* In Engler u. Prantl. Die natürl. Pflanzenfamilien. — Dumortier B. C. J. (1829). Analyse des Familles des Plantes.... — Flora Europaea. (1964). I : 1—25. — Herter W. G. (1949). Flora del Uruguay. I. *Pteridophyta.* Rev. Südamer. Bot., 9, 1 : 1—28. — Koidzumi G. (1934). R. C. Ching. — *Sinopteris* Ching, nov. gen. In: Fan Mem. Inst. Biol. Peiping China, 10, 1933 : 359. Acta Phytotax. Geobot., 3, 1 : 49—51. — Lamark J. B. et A. P. De Candolle. (1805). Flora Française... 2 : 546—583. — Lamark J. B. et C. F. Mirbel. (1802). Histoire Naturelle des Végétaux... 3, 4, 5. — Leunis J. (1877). Synopsis der drei Naturreiche... 3 : 1436—1476. — Link H. F. (1833). Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am haüfigsten vorkommenden Gewächse, 3 : 1—37. — Miyabe K. a. Y. Kudo. (1930). Flora of Hokkaido and Saghalien, 1. — Nakai T. (1949). Classes, Ordines, Familiae, Subfamiliae, Tribus, Genera nova quae attinent ad plantas Koreanas. Journ. Jap. Bot., 24 : 8—9. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. — Pichi Sermolli R. E. G. (1958). The higher taxa of the *Pteridophyta* and their classification. Upps. Univ. Årskr., 6 : 70—90. — Pichi Sermolli R. E. G. (1963). Adumbratio Florae Aethiopicae. — 9. *Cryptogrammaceae.*

Webbia, 17, 2 : 299—315. — Pichi Sermolli R. E. G. (1966). Adumbratio Florae Aethiopicae. — 13. *Hemionitidaceae*. Webbia 21, 1 : 487—505. — Pichi Sermolli R. E. G. (1970a). Fragmenta Pteridologiae, II. Webbia, 24, 2 : 699—722. — Pichi Sermolli R. E. G. (1970б). A provisional catalogue of the family names of living Pteridophytes. Webbia, 25, 1 : 219—297. — Reichenbach H. G. L. (1837). Handbuch des natürlichen Pflanzensystems... — Rothmaler W. (1962). Über einige *Diphazium* Arten (*Lycopodiaceae*). Feddes Repert., 66, 3 : 234—236. — Tatewaki M. (1957). Geobotanical studies on the Kuriles Islands. Acta Horti Gotoburgensis, 21 : 43—123. — Willkomm M. et S. Lange. (1861). Prodromus florae hispanicae.... 1, 1 : 1—15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

УДК 576.16 : 582.632.1 (575.3)

М. И. Исмаилов

О ПОЛИМОРФИЗМЕ ТАДЖИКИСТАНСКИХ ВИДОВ *BETULA* L.

С 2 рисунками

M. I. ISMAILOV. ON POLYMORPHISM OF SPECIES *BETULA* L. IN TADJIKISTAN

Статья посвящена систематике берез Таджикистана. На основании детального изучения морфологических особенностей и экологии берез в природной обстановке и по гербарным образцам автор приходит к выводу о том, что в Таджикистане встречается не 23 вида, описанных систематиками в разное время (Литвинов, 1914; Сукачев, 1914; Васильев, 1963; Овчинников и др., 1968), а значительно меньше. По мнению автора статьи, за исключением *Betula korshinskyi* Litv. и *B. saposhnikovii* Sukacz., которые им изучены недостаточно, все остальные 19 видов являются разновидностями и синонимами *Betula tianschanica* Rupr и *B. procurva* Litv.

В Таджикистане, по данным П. Н. Овчинникова и др. (1968), насчитывается 13 видов березы. А если признать видовую самостоятельность берез, описанных В. Н. Васильевым (1963), то здесь окажется 23 вида с несколькими подвидами и разновидностями.

Наблюдая за березами во многих районах Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня, мы удивлялись поразительному их полиморфизму, и каждый раз, когда брались за определение наших гербарных образцов, испытывали большие трудности, хотя во «Флоре СССР», в «Деревьях и кустарниках СССР» и других региональных «Флорах» для Средней Азии приводится не так много видов. Совершенно невозможно было определить по третьему тому «Флоры Таджикской ССР» несколько образцов березы, собранных нами в 1969 г. в окрестностях оз. Искандеркуль. Нельзя было с уверенностью эти образцы отнести к тому или иному виду. Разные образцы, собранные в одной роще или группе деревьев, можно было «подогнать» к нескольким видам. Для окрестностей этого озера во «Флоре Таджикской ССР» приводится семь видов: *Betula alajica* Litv., *B. seravschanica* V. Vassil., *B. procurva* Litv. subsp. *sogdiana* Ovcz., *B. turkestanica* Litv., *B. regeliana* V. Vassil., *B. tianschanica* Rupr. и *B. pamirica* Litv.

Естественно, произрастание такого большого количества видов на маленькой территории вызвало у нас чувство недоверия к этим данным. Чтобы прийти к определенному мнению, летом 1970 г. мы обследовали весь район указанного озера и р. Искандердарья, где тщательнейшим образом собрали гербарный материал. В том же году значительный материал был собран нами в бассейнах рек Варзоб, Сардаи-Миена, Сорбо (южный склон Гиссарского хребта) и Ванч (южный склон Дарвазского хребта и несколько пунктов на северном склоне Ванчского хребта), в бассейнах рек Кабутак и Карагушхана (южный склон Алайского хребта), в нескольких пунктах хребта Петра Первого и в других районах.

На основе анализа морфологических признаков растений в собранном нами гербарном материале попытаемся уяснить, действительно ли здесь

Морфологические признаки видов *Betula* L. района

Вид	Высота, цвет коры	Лист (размер, форма, опушение, характер края)	Черешок (длина, волосистость)
B. seravschanica V. Vassil.	10 м, желтоватая	(3) 3.5—6 (7) см дл., (1.5) 2—4 (6) см шир., от округлояйцевидных, остроконечных до более узких. Неравнопильчато-зубчатые; прижатоволосистые	1.3—1.7 см, волосистый
B. procurva Litv. subsp. *sogdiana* Ovcz.	5—6 м, желтоватая, оранжевая, розоватая	2.5—3.5 (4) см дл. и 2—3 см шир.; основания округлые, широко- или ромбическо-яйцевидные	0.8—1 см
B. pamirica Litv.	Розовато-желтая, желтовато-белая	(2.5) 3—4 см дл., 1.5—3.5 см шир., узко- или широкояйцевидные, мелко пильчатозубчатые, голые или прижатоволосистые	0.3—0.5—1 см, густоволосистый, позднее голый
B. turkestanica Litv.	8—10 м, розовато-желтоватая	4—6 см дл., 2—4 см шир., от яйцевидно- и яйцевидно-ромбических до продолговатых; мелко-двоякопильчатые, опушенные	1—1.8 см, опушенный
B. regeliana V. Vassil.	Средней величины, весьма близка к предыдущему виду	3.5—4 см дл., снизу обильно точечно-железистые и опушенные	1—1.3 см
B. tianschanica Rupr.	2.5—3 м	3.5—4.5 см дл., 2.5—2.7 см шир.; от округло- и ромбическо-яйцевидных до узкояйцевидных. Неравно-дваждыпильчатые	0.7—(1.5) см, голый или слабоопушенный
B. alajica Litv.	5—7 м, желтовато-белая	(3) 3.5—3.8 (4.3) см дл., (1.8) 2.7—3 см шир.; зубчатые	0.8—2 (1.4) см, волосистый

произрастает столько видов берез и достаточно ли обосновано выделение многих из них в качестве самостоятельных видов.

Изучение берез Таджикистана убеждает в том, что без полного выявления и точного выяснения диапазона изменчивости отдельных, особенно основных, признаков разобраться в их систематике совершенно невозможно. Если говорить об объеме вида применительно к среднеазиатским березам, то каждый вид является «системой форм генотипов» (Вавилов, 1967а, б); поэтому, чтобы установить какой-либо вид березы, необходимо иметь огромный материал, собранный из разных мест, и изучить изменчивость их признаков в природе. В отношении систематики берез в высшей степени справедливо высказывание Н. И. Вавилова (1967а): «Обычный путь гербарного изучения видов по фрагментам, его составляющим, ныне должен считаться совершенно недостаточным».

Березы Таджикистана настолько полиморфны, что если при изучении их основываться только на гербарных образцах, собранных с различных частей кроны одного дерева или с разновозрастных деревьев одной «семьи» или, наконец, с одних и тех же деревьев, но в разные сроки, то нетрудно запутаться. Размеры женских сережек, размеры, форма, опушенность и характер края листа, а также другие признаки сильно варьируют в зависимости от возраста дерева, условий местообитания и многих других факторов. Да и на одном дереве можно наблюдать значительное варьирование указанных признаков. Часто гербарные образцы отличаются по этим и другим признакам достаточно четко, если они собраны в разное время и, главное, в недостаточном количестве. Однако в природе можно обнаружить образцы с признаками, связывающими крайние формы. Такие образцы можно собрать с одного дерева или в роще, которая нередко (особенно небольшая роща) представлена одним клоном. При этом таких признаков, как высота дерева, цвет коры и вет-

озера Искандеркуль по данным «Флоры Таджикской ССР»

Сережки (длина, ширина, форма, ножка)	Плодовая чешуя (длина, ширина, опушенность)	Лопасти плодовой чешуи	Орешки (длина, ширина, форма, волосистость)	Крылья (ширина, форма)
1.5—1.8 (2.5) см дл., 1.0 см шир., продолговато-овальные, ножка 0.3—0.8 см, опушенная	5.6 (7.5) мм дл., 3—3.5 мм шир., опушенная широко-обратнояйцевидная (реже более узкая)	Средняя лопасть 1.5—2.2 мм дл., заостренная или округленная	2.5—3 мм дл., 1.5—1.6 мм шир., продолговато-эллиптические коротковолосистые	1.5—2 мм шир., книзу суживающиеся
1.8—2 см дл., ножка 0.7—1 см, опушенная	5—5.5 мм дл., 3.5—4.5 мм шир., опушенная или голая	Средняя лопасть 2.5—3 мм, язычковидная, боковые короткие	До 2.5 мм дл., продолговато-яйцевидные	Равны ширине орешка или уже
2—3 см дл., 1 см шир., ножка 0.5—0.7 см, опушенная	4.5—5.5 (6) мм дл., по краю реснитчатая	Средняя лопасть 2—2.5 мм дл., продолговато-язычковидно-линейная, в 2 раза длиннее боковых	До 3 мм дл., удлиненно-эллиптические	По ширине почти равны орешку, иногда недоразвитые
2—2.5 см дл., 0.5—0.8 см шир., цилиндрическое; ножка 1.5—1.7 см, волосистая	(4.5) 5—6 (7) мм дл., короткореснитчатая	Средняя лопасть 1.8—2.1 (3) мм дл., линейно-треугольная, острая, боковые короткие	2.5 мм дл., яйцевидные, обратнояйцевидные, вверху опушенные	Равны орешку или немного уже
—	5—6.5 мм дл.	Средняя лопасть продолговато-язычковидная, наверху округлая	До 3 мм дл.	Почти равны орешку или шире
1.5—2 см дл., до 0.7 см шир., ножка 3—4 (10—14) мм, коротко опушенная	5—6 мм дл., 3.2—4 мм шир., удлиненная, по краю реснитчатая	Средняя лопасть 2.8—3.2 мм дл.	2—2.5 мм дл., обратнояйцевидные, вверху опушенные	Почти равны или несколько уже орешка
1.8—2.2 см дл., 0.8—1 см шир., цилиндрические	5 (6) мм дл., по краю слегка опушенная	Средняя лопасть 2—2.5 (3) мм дл., продолговато-ланцетная, длиннее боковых	До 2.5 мм дл., обратнояйцевидные	Равны или несколько шире орешка

вей, длина черешков, количество жилок на листьях и некоторых других, мы не касаемся, поскольку для познания берез в обследованных нами районах они имеют только вспомогательное значение. По этим признакам они почти не отличаются друг от друга.

В некоторых рощах, где береза не вырубается, она достигает значительных размеров. Во многих урочищах бассейна р. Сари-Тог (в районе оз. Искандеркуль) и на мазарах в бассейне р. Ванч нами обнаружены великолепные деревья высотой до 15—18 м с диаметром ствола до 1 м и более. Деревья высотой до 20 м в окрестностях оз. Искандеркуль были отмечены еще К. З. Закировым (1955). В неблагоприятных же условиях они не превышают 5—6 м. Высота деревьев — не видовая особенность, она зависит от условий местообитания, от их возраста и деятельности человека.

Длину и волосистость черешков мы не принимаем во внимание, поскольку по этому признаку существенных различий между видами березы невозможно обнаружить даже по данным «Флоры Таджикской ССР» (см. таблицу). Длина их варьирует от 1 до 1.8 см. Исключение составляет только береза памирская, у которой черешок очень короткий (0.3—1 см). Однако образцы с такими короткими черешками можно обнаружить у разных форм берез, но они не характерны для всего дерева.

Если внимательно проанализировать и сравнить другие (основные) признаки семи видов берез, приведенных для окрестностей оз. Искандеркуль, то нетрудно заметить, что по ним виды друг от друга существенно не отличаются. Эти признаки перекрываются, что видно из таблицы.

Рассмотрим женские сережки. Длина их у шести видов варьирует от 1.5 до 3 см, а ширина в пределах 0.5—1 см (для березы Регеля данных во «Флоре Таджикской ССР» нет). По длине и ширине сережек

нельзя отличить зеравшанскую березу от березы туркестанской: у первой длина изменяется от 1.5 до 2.5 см, а у второй от 2 до 2.5 см; у тяньшаньской березы длина сережек 1.5—2 см, и т. д. По форме и длине ножек сережек и их опушенности сравнивать эти виды невозможно, поскольку эти данные приведены не для всех видов. Если учесть, что длина и ширина сережек в известной мере зависят от времени сбора, а, следовательно, их развития, то даже имеющиеся неполные сведения нуждаются в определенных поправках. Кроме того, нельзя упускать из виду одну особенность сережек березы: в процессе сушки при изготовлении гербария сережки разной степени зрелости ведут себя по-разному. Сережки, в которых плоды близки к созреванию, по мере высушивания сильно утолщаются; это происходит вследствие расхождения и выпрямления кроющих чешуй, чего не наблюдается у недоразвитых сережек. По нашим наблюдениям, в одной и той же роще созревание плодов разных деревьев, относящихся к одному виду или форме, происходит неодновременно (это характерно для многих представителей и других родов).

Размеры и форма сережек очень варьируют не только у берез, образцы которых собраны нами в указанных районах, но и у различных деревьев даже в одной небольшой рощице. Так, например, в роще у правого берега р. Сари-Тог, расположенной несколько выше места ее впадения в оз. Искандеркуль, у разных экземпляров берез мы наблюдали сережки длиной от 1.2 до 4.5 см при ширине от 0.4 до 1.2 см и более. На одном и том же дереве можно наблюдать сережки различной величины и формы. Однако при всем разнообразии сережек у наших берез при внимательном наблюдении можно выделить две значительно отличающиеся друг от друга формы.

Первая форма с широко-округло-цилиндрическими сережками и оттопыренными лопастями чешуй; вследствие этого сережка кажется лохматой (рис. 1). Ширина сережек нередко достигает 1.4 см, длина их различная. Самые маленькие сережки имеют длину 1.2—1.5 см и ширину 0.9—1.1 см и яйцевидно-эллиптическую или яйцевидную форму. Такого типа сережки у некоторых деревьев иногда достигают 2.5—3.0 см длины. Но у этих же деревьев можно обнаружить и более короткие сережки яйцевидно-эллиптической формы.

Вторая — форма с узкоцилиндрическими сережками. При длине от 1.2 до 4.5 см ширина их колеблется в пределах 0.4—0.8 см и очень редко достигает 1 см (рис. 2). Ножки сережек у всех изученных нами деревьев более или менее волосистые, а длина их варьирует от 0.5 до 1.2 см, причем такую амплитуду варьирования можно наблюдать у одного и того же дерева.

Два описанных типа сережек с их многочисленными вариациями характерны для берез всех районов Таджикистана, где нам пришлось побывать. Они растут бок о бок, и их можно найти почти в каждой роще и среди групп деревьев, растущих по берегам горных рек. Если две крайние формы одного типа, значительно отличающиеся по длине и ширине, сравнивать по разным листам гербария, их можно легко отнести к разным видам. При таком подходе нетрудно даже два гербарных образца, собранных с одного дерева, отнести к двум видам березы.

Размеры кроющих чешуй и их лопастей, а также их форма не менее разнообразны, чем размеры и форма сережек. По длине и ширине кроющих чешуй перечисленные виды мало отличаются друг от друга. У всех их длина кроющих чешуй колеблется в основном в пределах 5—6 мм при максимальных отклонениях от 4.5 до 7 мм.

У формы с широко-округло-цилиндрическими и яйцевидно-эллиптическими сережками и оттопыренными лопастями чешуй средние лопасти кроющих чешуй всегда значительно длиннее боковых. Встречаются образцы, у которых средняя лопасть более чем в 2 раза превышает по длине боковые, и тогда ее форма узко-удлиненноязычковидная с притупленным или надрезанным окончанием. Такая форма была нами найдена в тугаях в месте слияния рек Дукдон и Каракуль и в Дарвазском хребте в ущелье

Дараи-Пшихарф. Кроющая чешуя у этой формы от 6 до 8 мм длины, средняя лопасть 3—5 мм длины и до 1.5 мм ширины, а боковая 1.5—2 мм длины. Боковые лопасти шире средней и косо вверх направленные. Кроющая чешуя слабо волосистая.

У другой формы березы с узкоцилиндрическими сережками кроющие чешуи самой разнообразной формы и величины. В очертании они ширококлиновидные, удлиненные, ширококообратнояйцевидные и даже округлые, с короткими или же более или менее длинными основаниями. Длина



Рис. 1. Женские сережки березы (условно она обозначена как береза кривая — *Betula procurva* Litv.).

основания не зависит от размера чешуи: у некоторых чешуй при длине 6—7 мм основание не превышает 1.5 мм. Иногда лопасти начинаются почти у самого основания чешуи. Такое разнообразие чешуй наблюдается не только у разных деревьев, но и у одного и того же дерева. Это в полной мере относится и к лопастям кроющих чешуй. В одном гербарном образце, собранном в ущелье Такоб, нами обнаружены кроющие чешуи различной формы и величины: от 6—7 мм длины и 5—6 мм ширины до 4 мм длины и такой же ширины. Средняя лопасть у них варьировала

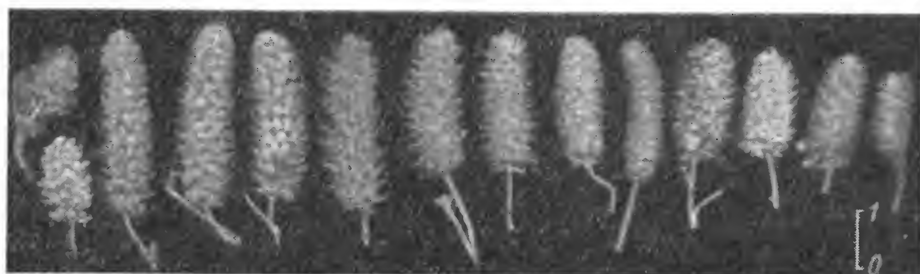


Рис. 2. Женские сережки *Betula tianschanica* Rupr.

(она была равна боковым лопастям, чуть длиннее или значительно превышала их). Средняя лопасть узкоязычковидная, тупая. Боковые значительно шире, тупые, вверх направленные. Такое же явление мы наблюдали во многих образцах, собранных в окрестностях оз. Искандеркуль, на Дарвазе, в бассейнах рек Сорбо, Сардаи-Миена и в других местах. На одном дереве всегда можно найти чешуйки, у которых средняя лопасть в ее основании налегает на боковые, и такие чешуйки, у которых она не налегает. Наряду с широкими, округлыми, усеченными и косо вверх направленными встречаются такие же боковые лопасти, но с направленными вниз концами.

В примечании к характеристике зеравшанской березы (см. том 3 «Флоры Таджикской ССР») указывается, что дефектом экземпляра, собранного В. Руссовым в окрестностях оз. Искандеркуль (по которому этот вид был первоначально установлен), является неоднородность чешуй

плодущих сережек, и это дает основание предполагать наличие смеси чешуй разных видов. Однако вряд ли можно допустить, что в одном пакетике Руссов собрал чешуйки сережек разных видов или даже образцов. По-видимому, в его материале обнаруживается неоднородность чешуй сережек с одного дерева (не говоря уже о разных деревьях).

В некоторых наших образцах наряду с сережками текущего года (видимо, не вполне зрелыми) имеются и прошлогодние. Кроющие чешуи, орешки и их крылья у новых и старых сережек значительно отличаются друг от друга. У новых сережек чешуи более крупные, они имеют иные очертания, форму и размеры лопастей. Крылья их орешков значительно шире.

Авторы систематических обработок рода *Betula* L., обнаруживая разнородность размеров и форм чешуй, в одних случаях (когда они находятся в отдельном пакетике) предполагают возможность смеси разных видов, а в других же случаях они указывают на сильное варьирование, на неоднородность размеров и форм чешуй в пределах одного дерева (например, в примечании к характеристике березы таджикистанской).

Все сказанное, касающееся неоднородности отдельных признаков, относится также к опушенности кроющих чешуй и реснитчатости их краев. Кроющие чешуи всех форм или видов берез по «Флоре Таджикской ССР», как правило, в той или иной степени опушенные или волосистые, а по краю реснитчатые. В редких случаях отдельные чешуи могут быть голые, но это не характерно для чешуй всего дерева.

Таким образом, по форме кроющих чешуй, несмотря на их значительное разнообразие, можно выделить два основных типа берез. Причем каждый из них имеет довольно многочисленные вариации.

Орешки характеризуются однообразием размеров и формы. У всех 13 видов берез Таджикистана, приведенных во «Флоре Таджикской ССР», длина орешков колеблется в пределах 2.5—3.0 мм. Исключение составляет только береза дарвазская, у которой длина орешков варьирует от 3 до 4 мм. Для двух видов (березы Овчинникова и Сапожникова) подобные данные вообще не приводятся. Сведения о ширине орешков во «Флоре Таджикской ССР» для большинства видов отсутствуют. По нашим материалам, она колеблется от 1.2 до 2.2 мм. Эти вариации в большинстве случаев характерны для одного дерева. Орешки с относительно одинаковыми размерами можно наблюдать в зрелых прошлогодних сережках, но и здесь они одинаковы лишь в пределах одной сережки, в разных же сережках одного дерева они разнообразны. Разнообразие форм и размеров орешков и их крыльев в гербарных образцах является следствием разновременных сборов. В гербарии очень часто попадаются недоразвитые сережки с недозрелыми орешками. А в процессе созревания форма и размеры плодов, как мы отмечали выше, заметно изменяются. В наших образцах, собранных в березняках у места слияния р. Арг и р. Сари-Тог, имелись сережки прошлогодние и текущего года. Ширина плода в прошлогодних сережках была не более 6 мм, а в новых сережках не превышала 4 мм. У старых сережек длина орешков 3—3.5 мм и ширина 2—2.5 мм, а ширина крыльев 2—2.5 мм, у новых сережек соответственно 2—2.2 мм, 1.8—2 мм и 1.2—1.5 мм.

Форма орешков в многочисленных образцах наших сборов в основном продолговато-эллиптическая, яйцевидная и обратнояйцевидная. Последние две формы всегда встречаются у одного дерева. К ним нередко примешиваются более или менее округленные орешки. Что касается продолговато-эллиптической и удлиненно-эллиптической форм, то они, обнаруживая некоторые вариации, также встречаются у одного экземпляра березы. В основном они характерны для берез с продолговато-яйцевидными сережками с оттопыренными кроющими чешуями. Но имеются исключения. В одном образце иногда можно обнаружить орешки разной величины, яйцевидной. обратнояйцевидной и продолговато-эллиптической формы. Такие образцы были собраны нами в тугае у устья р. Сари-Тог, в бассейне р. Ванч возле селения Чихох и в других районах. Орешки всех

образцов более или менее волосистые. Крылья их по размерам и форме более или менее одинаковые. Те вариации, которые указаны для всех 13 видов березы, встречаются в пределах одного дерева. Этим, видимо, объясняется то, что при характеристике видов авторы в большинстве случаев ограничиваются указанием соотношений ширины крыльев с орешками. Всюду мы читаем: «Крылья равны или шире орешка». Только для берез дарвазской, таджикистанской, длинночешуйчатой и зеравшанской указывается, что крыло не возвышается над столбиком или равно ему. Реснитчатость крыльев и их форма также указываются только для одного-двух видов. Следовательно, эти и другие особенности крыльев у разных видов невозможно сравнить. Что касается березы Овчинникова, то данные об орешках и крыльях у этого вида вообще не приводятся. В наших многочисленных образцах ширина крыльев колебалась от 1.2 до 2 мм. В некоторых случаях в одних и тех же образцах наряду с такими крыльями встречались более широкие — до 2.5 мм. Широкие крылья в большинстве случаев имели прошлогодние сережки. Что касается более узких крыльев (менее 1.2 мм), то они обычны для недоразвитых сережек. Во всех образцах встречаются крылья, превышающие по ширине орешки и равные им. Преобладают крылья, равные орешку, а более широкие или узкие встречаются довольно редко. На каждом дереве имеются орешки, крылья которых равны или несколько короче столбика. В очень редких случаях на одних и тех же деревьях можно найти крылья, заметно возвышающиеся над столбиком.

Теперь остановимся на тех признаках, которые, по нашему мнению, не имеют решающего значения, по крайней мере для систематики берез Таджикистана. В первую очередь это высота дерева, цвет коры, опушенность и бородавчатость ветвей. Они изменяются с возрастом дерева и, быть может, в зависимости от условий местообитания.

У более молодых деревьев цвет коры розовато-желтый, а у старых, как правило, беловато-розовый или розовато-белый. То, что по цвету коры указанные 13 видов берез не отличаются друг от друга, видно и по их характеристикам во «Флоре Таджикской ССР». Данные о цвете коры имеются только для семи видов. Из них у шести видов кора желтовато-белая и розовато-белая или беловато-розоватая. Только для одного вида (березы кривой) указано, что кора у нее желтоватая, с оранжевым или розоватым оттенками. Здесь речь идет явно о молодых деревцах березы. Для остальных шести видов данных о цвете коры не имеется. В то же время как одно из основных отличий березы Овчинникова от березы зеравшанской указывается цвет коры, который у первой желтовато-серовато-оранжевый, а у второй розовато-серовато-белый, позднее желтеющий.

Теперь несколько слов о листьях наших берез. Во всех обследованных нами березняках встречаются две формы берез — мелколистная и крупнолистная. У первой формы длина листьев 2.8—3.5 см и ширина 1.7—2.5 см, а у второй длина 4.5—6.5, ширина 3.0—5.0 см. Но у мелколистной формы на водяных побегах и небольших кустах порослевого происхождения листья значительно крупнее, достигая 4.0—4.5 см длины и 3.5—4.0 см ширины. В большинстве случаев на старых деревьях листья гораздо мельче, чем на молодых. Что касается формы пластинки листа, то она в пределах одного дерева значительно варьирует. На одном дереве можно наблюдать листья эллиптические, яйцевидно-эллиптические, продолговато-яйцевидные, удлиненно-ромбические, округло-яйцевидные и др. Основания их в основном клиновидные, но встречаются округлые и даже сердцевидные. Верхушки листьев бывают остроконечные, заостренные или тупые. Выделяются отдельные деревья, на которых преобладают либо удлиненно-ромбические листья с клиновидным основанием, либо округло-яйцевидные с клиновидным или округлым основанием. У последней формы наряду с заостренными верхушками имеется также довольно много притупленных, чего нет у первой. Мелкие листья обычно с 4—5(6) парами жилок, а крупные с 5—6—7(8) парами.

Характер края листьев как у первой, так и у второй форм самый различный. На одном дереве встречаются листья расставленно-зубчатые, крупно-двоякопильчатые, двоякозубчатые и др. По этому признаку, так же как и по характеру опушения пластинки листа, по длине и опушенности черешка, нельзя установить какие-либо резко выделяющиеся формы.

Размеру и форме листьев нельзя придавать важного систематического значения. Об этом свидетельствует такой пример: одно и то же дерево в молодом возрасте может приближаться по этим признакам к одному виду (скажем, к березе дарвазской), а по мере старения к другому (к березе Коржинского).

Итак, перечисленные признаки любого вида березы в Таджикистане в абсолютном большинстве случаев не совпадают полностью с признаками образцов, собранных нами в различных районах Таджикской ССР. Если какой-либо образец по одним признакам, например по признакам сережек или листьев, близок к какому-либо виду, приведенному во «Флоре Таджикской ССР», то по другим признакам он сходен с другим видом. Признаки вновь описанных и некоторых старых видов полностью совпадают только с тем образцом (типом), по которому первоначально установлен данный вид. Многочисленные виды, описанные В. Н. Васильевым (1963), по существу являются гербарными образцами, у которых морфологические особенности не вполне совпадают с признаками типовых образцов видов, установленных другими авторами (Рупрехт, 1869; Литвинов, 1914; Сукачев, 1914). Только на этом основании Васильевым установлено столь большое количество видов.

Исходя из сказанного, мы считаем совершенно справедливым, что авторы, обработавшие род *Betula* для «Флоры Таджикской ССР», не признали самостоятельности десяти видов берез Таджикистана, установленных В. Н. Васильевым (*Betula stenolepis*, *B. hissarica*, *B. murgabica*, *B. pseudoalajica*, *B. bornmullerii*, *B. margusarica*, *B. pubentissima*, *B. bucharica*, *B. tuturinii*, *B. lipskyi*) по образцам, хранящимся в гербарии Ботанического института АН СССР (в Ленинграде). В то же время во «Флоре Таджикской ССР» признается видовая самостоятельность четырех видов Васильева — берез таджикистанской, зеравшанской, Овчинникова и Регеля. Однако для выделения двух последних видов нет достаточных обоснований. Описания их очень скупые. Береза Овчинникова близка к березе зеравшанской; она отличается от нее цветом коры, более оттопыренными извилистыми ветвями, густо волосистыми, железисто-бородавчатыми годичными побегами и более удлиненными продолговато-яйцевидными острыми глубоко-выемчато дваждыпильчатыми листьями. А береза Регеля от березы туркестанской отличается меньшими размерами листьев (3.5—4 см длины, а не 4—6 см, как у березы туркестанской), а также наличием в листьях обильных точечных железок и опушенностью. Все признаки настолько изменчивы, что не могут служить достаточным основанием для выделения самостоятельных видов.

Описанная П. Н. Овчинниковым с соавторами (1968) береза длинночешуйчатая отличается от березы зеравшанской (сильная полиморфность которой отмечается самими авторами) в основном крупными (7—8.5 мм длины и 4.5 мм ширины) короткопушистыми прицветными чешуями. По существу все пять перечисленных видов вместе с березой дарвазской не отличаются существенно друг от друга, являясь всего лишь разновидностями одного полиморфного вида — березы тяньшаньской *Betula tianschanica* Rupr. У этого вида длина сережек колеблется от 1.7 до 3.5 см, длина кроющих чешуй от 4.5 до 7 мм и в редких случаях доходит до 10 мм. Средняя лопасть всегда значительно длиннее боковых, а форма их линейно-треугольная, язычковидная и линейная. Листья от 3—3.5 до 5—6 (7) см длины и от (1.5) 3 до 4.5 см ширины.

Вторая группа по основным признакам приближается к березе кривой *B. procurva* Litv. Основным отличительным признаком ее является раз-

мер и форма кроющих чешуй. Они значительно мельче, чем у тяньшанской березы (4.5 мм длины и 3—4 мм ширины), яйцевидные с коротким клиновидным основанием. Средняя лопасть широкоязычковидная, треугольная с острой или тупой верхушкой, слегка выступающая над боковыми. Длина сережек самая различная, от 2.0 до 4.0 см, но они всегда имеют цилиндрическую форму, по толщине уступая сережкам березы тяньшаньской. По всем остальным признакам этот вид не отличается от березы тяньшаньской и является таким же полиморфным. Между этими двумя видами имеется масса промежуточных форм; поэтому мы березу кривую не можем с уверенностью считать самостоятельным видом.

В примечании к описанию согдийского подвида березы кривой его автор П. Н. Овчинников (Овчинников и др., 1968) отмечает изменчивость формы и опушенность чешуй, мелколистность, его промежуточное положение между подвидом Липского этого же вида и березой алайской и, наконец, близость некоторых образцов этого вида к березе памирской. Подобного рода примечаниями снабжены и описания некоторых других видов (березы: памирская, туркестанская, таджикистанская, Сапожникова, зеравшанская). Кроме того, для нескольких видов выделены подвиды, разновидности и расы. Однако при самом тщательном анализе трудно отличить этот вид от подвида, а последний от формы. Критерии выделения этих категорий не ясны. Как было отмечено выше, в ряде случаев вновь описанные виды отличаются от ранее известных незначительными отклонениями отдельных признаков. В других же случаях образцы с такими или даже несколько большими отличиями рассматриваются как разновидности или подвиды. А когда те или иные виды (вернее, гербарные образцы) по своим признакам занимают промежуточное положение между двумя видами, они причисляются к гибридным формам. При наличии же переходных форм допускается возможность новейшей дифференциации, а деревья, оказавшиеся по каким-либо причинам (изменение русла реки, пересыхание родников и др.) в местообитаниях с недостаточным увлажнением, причисляются к ксерофилизованным формам. Но у берез нет ксерофилизованных форм. Иногда они оказываются в неблагоприятных условиях, а потому растут и развиваются неудовлетворительно, превращаются в низкорослые корявые деревья с мелкими листьями и другими, не свойственными нормально растущим березам, особенностями.

На основании наших наблюдений за березами Таджикистана в природе (за исключением берез Восточного Памира) и изучения гербарных образцов как собственных сборов, так и в гербариях Ботанических институтов Академии наук Таджикской ССР и Академии наук СССР мы пришли к убеждению, что здесь произрастает не более двух видов березы, которые являются чрезвычайно полиморфными. Часть их многочисленных форм была возведена в ранг самостоятельных видов и подвидов.

Мы признаем видовую самостоятельность следующих двух видов.

1. **Betula tianschanica** Rupr. — **береза тяньшаньская**

Разновидностями (Varietates) этого вида, по нашему мнению, являются: *B. darvasica* Ovcz., Czuk. et Schibk., *B. tadshikistanica* V. Vassil., *B. dolicholepis* Ovcz., Czuk. et Schibk., *B. seravschanica* V. Vassil., *B. ovczinnikovii* V. Vassil., *B. alajica* Litv., *B. pamirica* Litv., *B. turkestanica* Litv. и *B. regeliana* V. Vassil. Все они во «Флоре Таджикской ССР» приведены в качестве самостоятельных видов.

Синонимами березы тяньшаньской мы считаем следующие 8 видов, описанные В. Н. Васильевым: *B. pubentissima* V. Vassil., *B. hissarica* V. Vassil., *B. bornmullerii* V. Vassil., *B. pseudoalajica* V. Vassil., *B. stenolepis* V. Vassil., *B. bucharica* V. Vassil., *B. margusarica* V. Vassil. (*B. tianschanica* Rupr. subsp. *margusarica* (V. Vassil.) Ovcz.), *B. tuturinii* V. Vassil., во «Флоре Таджикской ССР» они рассматриваются как синонимы разных видов.

2. **Betula procurva** Litv. — **береза кривая**

Разновидностями этого вида являются: *B. lipskyi* V. Vassil. (*B. procurva* Litv. subsp. *lipskyi* (V. Vassil.) Ovcz.), *B. schugnanica* (B. Fedtsch.) Litv. (*B. procurva* Litv. subsp. *schugnanica* (Litv.) Ovcz.), *B. murgabica* V. Vassil., *B. procurva* Litv. subsp. *sogdiana* Ovcz.

Что касается *B. karshinskyi* Litv. и *B. saposhnikovii* Sukacz., которые распространены главным образом в Восточном Таджикистане и на Памире, то мы эти районы не обследовали и названные березы в природе не изучали, потому пока не можем окончательно уяснить их систематическое положение. Однако многие образцы обоих видов, хранящихся в гербарии Ботанического института АН СССР, ничем от березы тяньшаньской не отличаются. У некоторых образцов березы Сапожникова листья и сережки мелкие (*B. saposhnikovii* Sukacz. subsp. *murgabica* (V. Vassil.) Ovcz. et Czuk.); возможно, что они являются мелколистной формой березы тяньшаньской.

Ранее мы (Исмаилов, 1971) придерживались мнения, что многие виды являются разновидностями и синонимами туркестанской березы. Тщательно просмотрев все гербарные образцы среднеазиатских берез и типовые образцы видов, хранящихся в гербарии Ботанического института АН СССР, мы убедились, что между березами туркестанской и тяньшаньской никакой разницы нет. Обе они представлены разнообразными формами. Что касается типовых экземпляров, то состояние их не особенно хорошее (таковы сборы). Ввиду того, что береза тяньшаньская была установлена Ф. Рупрехтом значительно раньше (1869 г.), чем береза туркестанская (1914 г.), мы считаем последнюю разновидностью березы тяньшаньской (пользующейся правом приоритета).

Наши исследования показывают, что для окончательного решения вопросов систематики берез Таджикистана необходимо использование не только всего гербарного фонда ботанических институтов и высших учебных заведений среднеазиатских республик, а также Ботанического института АН СССР, но и детальное изучение всех видов в условиях их естественного произрастания, по крайней мере в пределах всей Средней Азии. Было бы полезно также проверить изменчивость признаков берез или их константность путем выращивания отдельных форм из семян с последующим наблюдением за их потомством. Возможно, что многие из описанных «новых видов» вырастут из семян, собранных у одного дерева, как это получалось с валерианой аптечной (Грубов, 1955) и тамариксами (Русанов, 1949).

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1967а). Линнеевский вид как система. Избр. произвед. в двух томах, 1. — Вавилов Н. И. (1967б). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. произвед. в двух томах, 1. — Васильев В. Н. (1963). Новые виды берез Средней Азии. Бот. журн., 48, 6. — Голоскоков В. П. (1953). Род *Betula* L. Флора Киргизской ССР, 4. — Грубов В. И. (1955). К вопросу об объеме вида на примере аптечной валерианы. Бот. журн., 40, 6. — Дробов В. П. (1953). Род *Betula* L. Флора Узбекской ССР, 2. — Закиров К. З. (1955). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан, ч. 1. — Замятнин Б. Н. (1951). Род *Betula* L. Деревья и кустарники СССР, 2. — Запрягаева В. И. (1948). Березняки горного Зеравшана. Сообщ. Таджикск. ФАН СССР, 10. — Исмаилов М. И. (1971). К систематике берез Таджикистана. Уч. зап. кафедры бот. Таджикск. гос. унив., 3. — Кузенева О. И. (1936). Род *Betula* L. Флора СССР, 5. — Литвинов Д. И. (1914). Туркестанские березы. Тр. Бот. музея, 12. — Овчинников П. Н., А. П. Чукавина и И. Ф. Шибкова. (1968). Род *Betula* L. Флора Таджикской ССР, 3. — Рупрехт Ф. (1869). Записки имп. Акад. наук, СПб., 7, 14, 4. — Русанов Ф. Н. (1949). Среднеазиатские тамариксы. — Сукачев В. Н. (1911). К систематике сибирских берез. Тр. Бот. музея, 8. — Сукачев В. Н. (1914). О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири. Изв. имп. Акад. наук, 6, 8, 1 (1—3).

Таджикский государственный университет,
г. Душанбе.

(Получено 22 II 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.475.4 (47+57)

Nasze drzewa leśne. Monografie popularno-naukowe. Red. serii S. Białobok. Tom 1. Sosna zwyczajna. *Pinus silvestris* L. Tom 2. Limba. *Pinus cembra* L. Warszawa—Poznań, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1970—1971. (Zakład Dendrologii i Arboretum Kórnickie Polskiej Akademii Nauk). (**Наши лесные деревья.** Научно-популярные монографии. Ред. серии С. Бялобок. Том. 1. Сосна обыкновенная. Том 2. Сосна кедровая европейская).

D. V. LEBEDEV. OUR FOREST TREES. POPULAR-SCIENTIFIC MONOGRAPHIES VOL. 1. *PINUS SILVESTRIS* L. VOL. 2. *PINUS CEMBRA* L.

Институт дендрологии Польской академии наук, созданный на базе известного арборетума, расположенного в Курнике, близ Познани, начал в 1970 г. публикацию серии научно-популярных монографий под общим названием «Наши лесные деревья».

Инициатором и вдохновителем создания этой серии, выходящей под редакцией директора института, ведущего польского дендролога Стефана Бялобока, был нестор польских ботаников, недавно скончавшийся почетный член Всесоюзного ботанического общества Владислав Шафер. С ним были согласованы и общий план издания, и схема структуры отдельного тома. В целом предположено выпустить 19 томов. Наиболее важным видам будут отведены специальные тома, в некоторых же случаях том будет содержать характеристику нескольких близких видов. Последний том намечено посвятить древесным породам, подлежащим охране.

Вышедшие первые два тома дают достаточно ясное представление о замысле Института дендрологии ПАН и об его выполнении.

Выбор темы для первого тома, посвященного *Pinus silvestris* L., не случаен. Дело в том, что этот вид образует свыше 70% польских лесов — такого решительного преобладания сосны не наблюдается ни в одной из европейских стран. Том насчитывает 359 страниц, иллюстрирован 86 рисунками, фотографиями и картами (в том числе две карты и одна схема на вклейках) и состоит из 12 глав. Каждая глава снабжена кратким английским резюме и списком литературы. Эти списки содержат от 20 до 252 названий, а в целом в книге приведено 692 библиографических описания (число цитируемых источников несколько меньше этой цифры, так как некоторые работы цитируются в двух и более главах).

Специальному тексту предшествуют два кратких предисловия: ко всей серии (С. Бялобок) и к данному тому (секретарь редакции Т. Пшибыльский). Первая глава посвящена истории распространения вида в Польше от третичного периода до голоцена (Е. Сташкевич), в следующей излагается его история от последнего оледенения до наших дней (С. Бялобок). Далее рассматриваются вопросы систематики и изменчивости сосны обыкновенной (Е. Сташкевич), ее географического размещения в Евразии (С. Бялобок), морфологии (Т. Пшибыльский), анатомии, цитологии и эмбриологии (А. Хейнович). Самое большое место в книге (80 страниц) занимает очерк экологии вида, включающий и его фитоценологию (З. Обминьский), он же снабжен наиболее обширной библиографией. Вслед за этим рассматриваются вопросы генетики сосны обыкновенной (М. Гертых) и ее фитопатологии (Р. Сивецкий). Заключительные главы посвящены истории народнохозяйственного использования вида (Х. Блашик), технологической характеристике древесины и коры (Я. Сурминьский) и, наконец, охране деревьев и насаждений (С. Бялобок).

Второй том посвящен другому виду того же рода, а именно *Pinus cembra* L. — характернейшему представителю флоры Татр, что определяет некоторые специфические особенности тома. В нем 177 страниц и 34 иллюстрации. В книге 12 глав, также снабженных английским резюме и списками литературы, в общей сложности насчитывающими 429 описаний.

За кратким предисловием к тому (С. Бялобок) следуют главы, в которых рассматриваются вопросы истории вида в Польше (К. Щепанек), его систематики и изменчивости (З. Бедняж), географического распространения (С. Мычковский), интродукции за пределы Татр (В. Парыский), морфологии (А. Грабовский), анатомии, цитологии и эмбриологии (А. Хейнович), экологии, включая фитоценологию (С. Мычковский, З. Бедняж и Е. Лесиньский), фитопатологии (С. Мычковский) использования в народном хозяйстве (В. Парыский). Последние три главы носят этноботанический характер, они посвящены названиям вида на польском, словацком, чешском, венгерском, немецком и латинском языках (В. Парыский), значению сосны кедровой в топонимии Татр (он же) и, наконец, ее месту в литературе, искусстве и народных верованиях (З. Радваньская-Парыская). Заключает книгу обширная аннотированная библиография литературы, относящейся к сосне кедровой в Татрах (В. Парыский). Этот список насчитывает 502 названия и включает не только ботанические и лесоведческие работы, но и многочисленные этнографические и поэтические публикации.

Переходя к оценке вышедших книг серии, прежде всего следует сказать, что акцент должен быть сделан не столько на популярном характере их, сколько на их научности. Авторами отдельных разделов томов привлечены наиболее крупные польские авторитеты, использована и процитирована новейшая научная литература, в том числе не польская. Поэтому книги эти будут служить не только для популяризации дендрологических знаний, но и как учебные пособия или справочники для специалистов, в том числе и для зарубежных. Этому в значительной степени способствует отсутствие аналогичных изданий и в Польше, и в других европейских странах. Вполне понятно, что особенный интерес представляет новая серия для ботаников тех государств, которые граничат с Польшей, а, следовательно, и для советских.

Поздравляя польских дендрологов с большим успехом, хотелось бы одновременно высказать несколько пожеланий на будущее. Несомненно, значительно облегчило бы использование отдельных книг серии в качестве справочников и учебных пособий наличие в них вспомогательных указателей, отсутствующих в первых двух томах. Далее, стоило бы обсудить, не лучше ли давать общую библиографию в конце книги вместо списков литературы, сопровождающих главы. И, наконец, было бы очень полезно публиковать в каждом выпуске общий план серии с отметкой, какие тома уже вышли в свет.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 : 947

Е. А. Княжецкая

У ИСТОКОВ РУССКОЙ БОТАНИКИ

(К 300-летию со дня рождения Петра I)

С 2 рисунками

E. A. KNIAZHETSKAYA. AT THE SOURCES OF RUSSIAN BOTANY. (TO THE 300TH ANNIVERSARY OF PETER I BIRTH)

В январе 1716 г. Петр I выехал в длительное заграничное путешествие. Путь его лежал из Петербурга через Ригу и Либаву в Гданск,[1] принадлежавший Польше. В этом городе Петру предстояло решить важные военные и дипломатические задачи.

Но не только военные и дипломатические вопросы занимали царя Петра в Гданске. Во время своих путешествий он неизменно проявлял большой интерес к научным достижениям новой для него страны и к личным встречам с видными учеными.

Находясь в Гданске, Петр подробно ознакомился с естественноисторическим музеем и посетил его основателя профессора И. Ф. Брейна. Царь обратился к нему с просьбой назвать ученого, который мог бы заняться исследованием природных богатств России и составлением естественноисторических коллекций. Брейн рекомендовал Петру своего друга, жителя Гданска Д. Г. Мессершмидта, окончившего медицинский факультет университета в г. Галле, где кроме медицины он изучал зоологию и ботанику. Переговоры с ученым было поручено вести лейб-медику Петра I Р. Арескину. Мессершмидт согласился ехать в Россию. Осенью 1717 г., на обратном пути из-за границы, Петр снова проезжал через Гданск. Тогда Мессершмидту был выдан документ, удостоверявший, что он приглашен на русскую службу с 1 января 1718 г. с ежегодным окладом 500 рублей. В январе этого года Мессершмидт выехал в Петербург (Новлянская, 1970).

15 ноября 1718 г. был дан царский указ о направлении доктора Мессершмидта в Сибирь. Приводим его с сохранением орфографии и пунктуации.

«В Санкт Питербурху. Ноября 15 дня 1718 года.

№ 1. Великий государь царь и великий князь Петр Алексеевич ... указал ... доктора Мессершмита послать в Сибирь для изыскания всяких раритетов и аптекарских вещей трав цветов корения и семен и протчих принадлежащих статей в лекарственные составы и збирая присылать в Санкт Питербурх в главнейшую обтеку (так в тексте, — *Е. К.*)... сей великого государя имянной указ во аптекарской канцелярии записать в книгу. Ноября 15 дня 1718.»[2]

Из текста указа видно, что основной задачей, поставленной Мессершмидту, был сбор лекарственных растений.

Известно, что Петр I проявлял большой интерес к ботанике и применению ее в медицине. В 1706 г. в Москве, на р. Яузе, по плану, составленному самим царем, указано было построить «каменную генеральную гошпиталь». Пятьдесят учеников, находившихся на иждивении царя, обучались здесь медицине и «столь нужной для медиков ботанике». При госпитале царь развел аптекарский сад, «в коем сам неоднократно садил травы и собирал растения для своея забавы тщательно. Императорское общество натуральной истории при Московском университете имеет хотя и небольшое, но весьма драгоценное собрание трав — трудов императора Петра» (Рихтер, 1820).

---

[1] Теперь Гданьск.

[2] Ленинградское отделение (ЛО) Архива АН СССР, ф. 98, оп. 1, № 32, л. 1, Журнал д-ра Мессершмидта.

В Петербурге Аптекарский сад был открыт в 1714 г. Место для него было отведено раньше, еще в конце 1713 г. В это время в Петербурге проходила первая перепись. Она началась 11 декабря 1713 г. от церкви Троицы, вблизи от домика Петра I, по берегам Невы и Невки до Аптекарского острова, отданного к этому времени под «аптекарский огород». На основании этих сведений некоторые авторы датируют его создание 1713 г. (Липский, 1913). Мало известно, что и в Астрахани был заведен «аптекарский огород» (не ранее 1719 г.). Астраханскому губернатору А. П. Волынскому было приказано: «Взять одного аптекаря в Астрахань для приуготовления трав, которые потребны в аптеку, и для того, чтоб завесть там огород» (Мемория..., 1841).

Вернемся к путешествию Мессершмидта. 1 марта 1719 г. он выехал в путь из Москвы, 24 декабря прибыл в Тобольск. Здесь он получил письмо из Петербурга от президента Медицинской канцелярии И. Д. Блюментроста с предписанием тщательно описать и прислать в Петербург все найденные корни и лечебные травы и, кроме того, собрать и описать все, достойное внимания из животного и минерального царств. В дальнейшем Мессершмидт сам еще более расширил круг своих научных исследований. За семь лет пребывания в Сибири он собрал большое количество материалов по ботанике, зоологии, минералогии, географии, этнографии, истории и археологии (Новлянская, 1970).

Мы коротко остановимся только на первых результатах его ботанических исследований — каталоге растений, которые он наблюдал по пути из Москвы в Сибирь и в окрестностях Тобольска. Каталог был послан в Петербург вместе с другими материалами 25 июня 1720 г.[1]

Каталог этот напечатан не был, в литературе имеется его краткое описание: «Это есть алфавитный список 160 видов большей частью высших растений, замеченных на всем протяжении пути до Тобольска. Названия растений взяты из Турнефора и все сопровождаются ссылками на этого автора. Нового здесь ничего не описано и не отмечено. Везде указано местообитание, а иногда даже и станция, чем список этот весьма выгодно отличается от многих позднейших подобных же списков И. Гмелина и Стеллера. Тобольск и разные пункты в его окрестностях упоминаются 94 раза, Москва с окрестностями — 106 раз. Затем упоминаются: Ревель — 1 раз, СПб. — 10 раз, Ока — 3, Волга — 6, Казань — 5, Соликамск — 2 раза. К рапорту приложены еще 3 акварельных рисунка, изображающих три вида *Cypripedium*[2] из окрестностей Тобольска» (Литвинов, 1909).

По-видимому, есть все основания считать Sylloge Мессершмидта первым появившимся в России научным каталогом растений долиннеевского периода (рис. 1).[3]

Конечной целью заграничного путешествия Петра было посещение Франции. По пути в Париж он остановился в Голландии. Известно, что царь неоднократно осматривал ботанический сад в Лейдене. Сохранились счета на приобретенные в Голландии, по его распоряжению, книги по садоводству и цветоводству. По счету от 23 января 1717 г. у книгопродавца Жака Деборда куплены среди других книг: «Наставление по садоводству», «Садовник-цветовод», «Теория садоводства» в двух томах, все книги на французском языке (Сборник выписок..., 1872).

Во время пребывания за границей вопросы садоводства занимали Петра не только теоретически, но и практически. В письме Меншикову из Амстердама от 3 марта 1717 г. сказано: «Также за потребное нахожу дабы огород завесть у Канцов[4] на готовой земле где плодовитыя деревья так клен и липу и протчее и цветы умножать и продавать дабы лутче было охотникам огороды строить» (Липский, 1913).

Находясь в Париже, где он пробыл около двух месяцев (май—июнь 1717 г.), царь встречался со многими учеными: математиком Вариньоном, химиком Жоффруа, географом Делилем, механиком патером Себастианом и др. Знакомился с научными учреждениями, неоднократно посещал королевский ботанический сад,[5] который ему показывал надзиратель сада и «субдемонстратор растений Себастиан Вальян, весьма знающий ботаник» (Голиков, 1794).

19 июня 1717 года (н. с.), накануне отъезда из Франции, Петр I посетил Королевскую Академию наук в Париже. Во время заседания было единогласно решено избрать русского царя членом французской Академии. Официальное избрание состоялось 22 декабря 1717 г. В связи с избранием завязалась длительная переписка. Благодарственную грамоту Петр I послал французской Академии наук только в 1721 г.[6] Грамоту повез в Париж библиотекарь И. Д. Шумахер. Ему

---

[1] ЛО Архива АН СССР, ф. 98, оп. 1, № 20, лл. 26—31. Relationes Messerschmidtii.

[2] На рисунках эти растения имеют название *Calceolus* (по Турнефору).

[3] ЛО Архива АН СССР, ф. 98, оп. 1, № 20, л. 27.

[4] На месте бывшей шведской крепости Ниеншанц.

[5] Основан в 1635 г. старшим врачом Людовика XIII Ги де ла Бросс, первоначально для разведения лекарственных растений. Впоследствии преобразован в научный ботанический сад (Jardin des plantes).

[6] История избрания Петра I освещена в литературе (Княжецкая, 1960).

PLANTARIUM

circa Tobolskiam nascentium, et quarundam aliarum in itinere per Russiam observatarum

SYLLOGE.

Abies tenuiore folio, fructu deorsum inflexo; Tournefort. Species 2. in Siberia passim.

Abrotanum mas, angustifolium minus, odoratissimum, Tournef. Sp. 6. ad Occam fluv.

Abrotanum Lini folio oblongo, acriore et odorato: Tarchon seu Dracunculus, Officinarum, Tournef. Sp. 11. Moscuæ in hortis.

Absinthium Ponticum tenuifolium odoratissimum, foliis incanis. Tournefort. Spec. 7. Tobolskii, Ishal in Ostium.

Acer montanum candidum majus, quibusdam et falso Platanus; Tournef. Spec. 1. Moscuæ in Ismailoff.

Acer campestre et minus, vulgare, folio minore; Tournef. Spec. 5. Moscuæ in Ismailoff.

Aconitum Lycoctonon, folio Platani majore, flore cæruleo in spicam collecto. Tournefort. Spec. 1. Tobolski Ishal in Ostium.

Agaricus seu Fungus Laricis Ungulæ equinæ facie. Tournef. Spec. 1. 9 2. e Tomskoë.

Agrimonia Officinarum, Tournef. Sp. 1. Moscuæ in Ismailoff, et Tobolskii ... passim.

Alchimilla vulgaris, Tournef. Spec. 1. Moscuæ ad Jausam et Tobolskii passim.

Alsine altissima nemorum, folio majore, flore albo; Tournefort. Spec. 1. Tobolskii passim.

Anacampseros foliis leviter serratis flore ex albo purpurascente; Tournefortii Spec. 2. et 3. Moscuæ passim.

Anethum sylvestre, Tournef. Spec. 1. Moscuæ et Tobolskii passim.

Angelica Officinarum;

Aparine vulgaris flore albo, Tournefort. Sp. 1. Moscuæ et Tobolskii passim.

Artemisia vulgaris major caule ex viridi albicante, Tournef. Spec. 2. Moscuæ et Tobolskii passim.

Artemisia vulgaris major, caule et flore purpurascentibus Tournef. Spec. 1. Moscuæ et Tobolskii passim.

Ascle-

IV.ter Rapport.

Рис. 1. Первый лист каталога растений Мессершмидта.

была да́на подробная инструкция, имевшая целью заключение научных связей России с европейскими странами — Францией, Англией, Голландией и Германией (приглашение на русскую службу ученых различных специальностей, покупку различных инструментов и книг для царской библиотеки, знакомство с научными учреждениями). Шумахер приехал в Париж 4 августа 1721 г., в тот же день посетил президента Королевской Академии наук аббата Жана-Поля Биньона и вручил ему письмо лейб-медика царя Л. Л. Блюментроста. В этом письме среди других сообщений о научных работах в России упоминалось путешествие Мессершмидта в Сибирь и был приложен каталог сибирских птиц, присланный им в Петербург. На следующий день, в торжественной обстановке, на заседании Академии наук в Лувре, Шумахер прочитал грамоту царя Петра, в которой он выражал благодарность за избрание и обещал «сообщать о том, что в государствах и землях наших нового и разсуждения академии достойного случитца». Обращаясь к французским ученым, он писал: «и нам зело будет приятно ежели вы ... от времяни до времяни... взаимно сообщать будете какие новыя декуверты от академии учинены будут», то есть предлагал научный обмен.

На заседании было также зачитано письмо Блюментроста и показан каталог сибирских птиц, составленный Мессершмидтом. Французские академики проявили большой интерес к этой работе и, как писал Шумахер, выразили пожелание «чтоб прочие части истории натуральной всех российских провинций такожде описать».

24 октября 1721 г., уже после отъезда Шумахера из Франции, в Петербург из Парижа было послано письмо и памятная записка (mémoire) о том, каким образом можно продвинуть вперед и обогатить естественную историю Российского государства. Письмо и записка, адресованные лейб-медику Блюментросту, были написаны, по поручению аббата Биньона, французским ученым-ботаником Антуаном Данти д'Инаром.[1] Памятная записка состоит из двух частей. В первой содержатся общие указания, как составлять каталог растений и гербарий, как делать их зарисовки, и выражается просьба посылать вторые экземпляры этих работ в Академию наук в Париже, то есть осуществлять научный обмен в области ботаники. Затем коротко сообщается, какие коллекции следует собирать для пополнения царской Кунсткамеры (мелких животных, рыб, пресмыкающихся, минералы). Вторая часть записки содержит подробную инструкцию о составлении гербария растений, произрастающих на суше, водорослей и семян.

Приведем сделанный нами перевод первой части этого архивного документа.[2]

«Господину Блюментросту. Париж,
24 октября 1721 г.

. . . .

Поскольку его царское величество приказал зарисовывать растения своего обширного государства и делать их описания, следовало бы просить его величество посылать в Королевскую Академию наук точную копию как рисунков, так и описаний этих растений, так же, как зрелых плодов и семян растений, произрастающих в его государстве. Е. в. должен будет приказать собирать их и складывать по отдельности в бумагу или же положить все вместе в мешок.

Если лицо, которому е. в. поручит сделать этот сбор, захочет составить себе имя в ученом мире, ему только нужно будет опубликовать по латыни каталог растений, растущих в этом государстве. Он сможет сделать это и не обладая большими познаниями в ботанике. Для этого следует срезать по две ветки каждого дерева или каждого растения, которое он захочет засушить, и поместить их в серую (т. е. пропускную, — *Е. К.*) бумагу, каким образом это сделать, я укажу позже. Затем занумеровать их цифрами: 1, 2, 3, 4 и т. д. и отослать в Королевскую Академию наук один из засушенных экземпляров со своим номером, оставив у себя один экземпляр с тем же номером. Когда Академия получит эти растения, на полях будут написаны номера и рядом название растения, затем она отошлет этот пронумерованный каталог лицу, уполномоченному е. в-вом.

Чтобы сделать этот каталог полезным, желательно узнать у местных жителей, какими растениями они пользуются в научных целях и для лечения болезней, одновременно отметив, каким образом они их употребляют.

Следовало бы также собирать отдельные плоды, описать их и зарисовать, а затем законсервировать в сахарном сиропе или в водке.

Если это лицо захочет значительно обогатить растительное царство, ему следует собирать водоросли, выброшенные на берег Каспийского моря, или выловить их из воды. Затем засушить их так, как я здесь укажу». Далее коротко говорится о собирании коллекций мелких животных и минералов. «Этими точными изысканиями е. в. сможет значительно украсить свой кабинет редкостями. Они будут

---

[1] Он был профессором Королевского ботанического сада в Париже и адъюнктом Французской Академии наук, в трудах которой в 1716—1729 гг. были напечатаны восемь работ д'Инара по ботанике; его именем — «Isnardia» названо болотное растение северного полушария из сем. ослинниковых (Larousse, s. a.).

[2] ЛО Архива АН СССР, ф. 1, оп. 3, № 7, лл. 184—185 с оборотом.

тем более обильны во всех трех царствах природы — животных, растений и минералов, так как эта огромная страна еще совершенно не тронута и не была исследована ни одним натуралистом.

Вот, сударь, в основном, способ, каким можно продвинуть вперед и обогатить естественную историю этой громадной страны, и что аббат Биньон пожелал от Вашего покорного и смиренного слуги

Данти д'Инара».

Во второй части памятной записки французский ботаник дает подробные указания для составления гербария: какие листья и цветы надо срезать с ветки, а какие растения извлекать с корнем из земли; к каждому растению приложить пронумерованный билет с указанием названия растения, числа, когда оно сорвано, местности, где оно произрастает, и для каких целей его употребляют; растения с их номерами, уложенные в пропускную бумагу, надо положить под пресс, чтобы они не сморщились, бумагу ежедневно менять до полного высыхания растений; высохшие растения, если их нужно пересылать, переложить пропускной бумагой и уложить в деревянный ящик, засмолив стыки досок; для засушивания семян растений нужно отбирать самые спелые; морские водоросли, прежде чем их сушить, надо опустить на четверть часа в пресную воду, чтобы обессолить их, далее поступать так же, как с растениями, произрастающими на суше. (См. приложение в конце статьи).

Какой практический интерес для русской ботаники могла представить эта инструкция, составленная французским ученым?

Прежде чем ответить на этот вопрос, следует выяснить, какими пособиями по ботанике располагали в то время в России.

Описания растений — «травники» существовали на Руси с давних времен и были большей частью переводными. Одним из первых известных составителей русского травника был служилый человек Якутского острога Семен Епишев. По указу воеводы Якова Волконского его послали в 1674 г. «в поле для прииску лекарственных водочных трав.[1] «Роспись травам за его Сенкиною рукою» состоит из 23 названий, каждое сопровождается подробными указаниями, от каких болезней помогает (Дополнения к Актам..., 1857). Составлялись травники и в царствование Петра I, причем собирались также сведения о растениях из чужих стран. В 1714 г. царь сообщил из Ревеля Я. В. Брюсу, что ревельский ландрат[2] Нирот передал 16 книг «шведских трав», переведенных со шведского на немецкий язык. «Того ради, писал Петр, оныя сообщите с теми, которые Вам уже отданы и також велите переводить на русской язык» (Голиков, 1792).

Первый гербарий в России появился, по-видимому, не раньше 1706 г. Уже упоминалось, что в этом году в Москве был построен госпиталь и при нем разбит аптекарский сад, в котором царь Петр сажал и собирал различные растения. Составленный им гербарий хранился в начале XIX века в одном из московских архивов, в котором его обнаружил член Московского общества испытателей природы Малиновский.

В 1812 г. был опубликован рисунок первого листа гербария в натуральную величину (рис. 2). На нем имеется воспроизведенная надпись, сделанная рукой царя Петра, — «рваны в 18 день маія» и изображен засушенный лист березы. Автор публикации писал, что в гербарии есть еще ветка дымянки (*Fumaria officinalis*) и отпечатки каких-то листьев, остальные растения не сохранились. Он считал, что гербарий был собран Петром во время его последнего заграничного путешествия в 1717 г. (Fischer, 1812). С этой датировкой нельзя согласиться, она ничем не подтверждается. В литературе имеется определенное указание на то, что гербарий составлялся в аптекарском саду при Московском госпитале, вскоре после открытия, т. е. в 1706 г. (Рихтер, 1820). Существует и другая датировка гербария царя Петра. «Первый гербарий в России был собран почти одновременно с основанием Аптекарского сада, около 1713 г., самим Петром Великим и хранился в Москве, где погиб во время пожара 1812 года» (Федченко, 1913). Здесь предполагается, что гербарий был составлен не в Москве, а в Петербурге, но это неверные сведения.

Известно, что в 1709 г. лейб-медик царя Петра Арескин составил гербарий растений, растущих под Москвой. Его заглавие «Catalogus plantarum circa Moscuam crescentium, Anno, 1709». В нем на 100 листах собраны преимущественно лекарственные растения (Липский, 1913; Федченко, 1913).

В 1704—1711 гг. врачом русского посольства в Константинополе был Георгий Поликала. Вернувшись в 1711 г. в Россию, он стал лейб-медиком жены царя Петра I Екатерины (Рихтер, 1820). Доктор Поликала также составил гербарий растений, растущих в окрестностях Москвы. Очевидно, это могло произойти не ранее 1711 г. Других сведений об этом гербарии нет.

Вернемся к инструкции д'Инара. Можно предположить, что в то время, когда она была написана, в России еще не были известны научные правила составления гербария.

---

[1] Лечебные травы настаивались на водке.

[2] В России петровского времени ландрат — советник, выбранный от дворян. Ландраты входили в коллегию для управления губернией.

Петр I, очевидно, был заинтересован в получении методического пособия по ботанике, составленного на научной основе. Весьма вероятно, что такое пожелание царя было передано через Шумахера президенту Французской Академии наук. Появление памятной записки в целом следует, по-видимому, связать и с уже упоминавшимся высказыванием французских академиков о том, чтобы были описаны и другие части «истории натуральной всех российских провинций». Инструкция д'Инара не только являлась методическим пособием, но и указывала путь к научному обмену в области ботаники между Россией и Францией. Такой документ появился в России впервые.

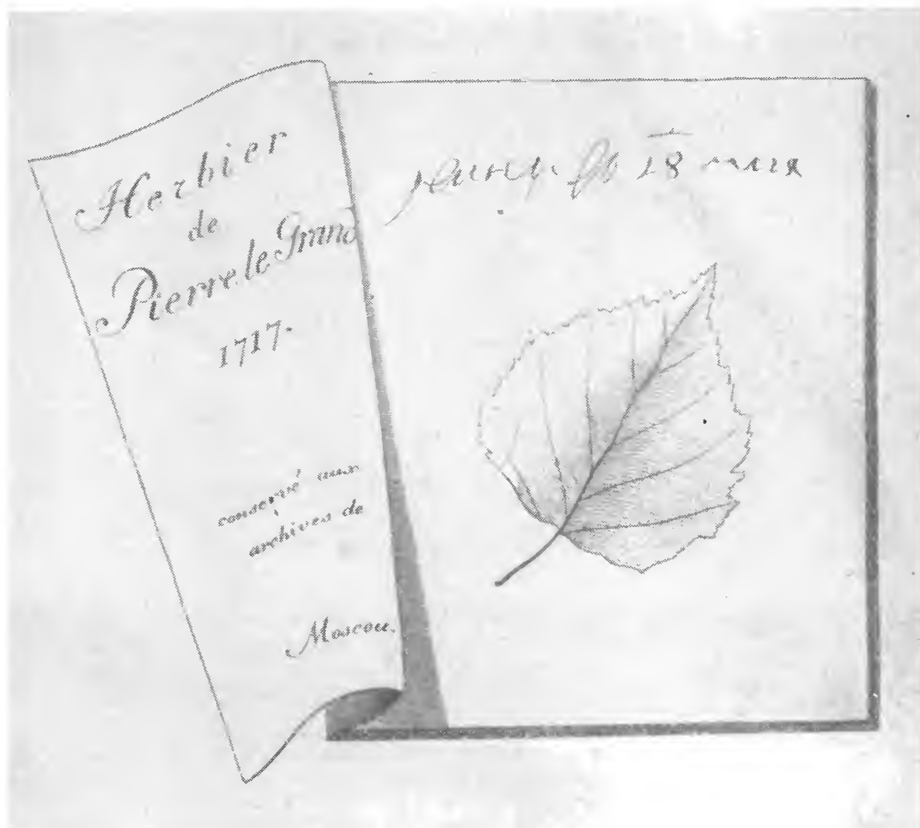


Рис. 2. Первый лист гербария, составленного Петром I.

В 1724 г. в Россию приехал французский ученый, доктор медицины и ботаник Пьер Дешизо. Он получил от французского короля Людовика XV разрешение уехать из Франции на три года, чтобы обстоятельно изучить флору России и Персии. Русское правительство согласилось оказать ему содействие в этом путешествии, назначив годовое жалование в размере 300 рублей и снабдив его рекомендательными письмами для облегчения условий путешествия. Таково содержание документа, составленного в Петербурге 1 сентября 1724 г. и подписанного лейбмедиком царя Л. Блюментростом. Сам же Дешизо приводит другие сведения. По его словам, приехав в Россию, он был назначен врачом в свиту генерала А. И. Румянцева, направленного чрезвычайным послом в Константинополь для ратификации мирного договора с Персией и Турцией после успешного для России окончания Персидского похода. Назначение Дешизо не состоялось, врачом посольства был послан немецкий ботаник И. Буксбаум, находившийся на русской службе. Дешизо остался в России и, по его словам, получил предложение изложить письменно свои соображения о создании в Петербурге Ботанического сада. Через восемь месяцев, по семейным обстоятельствам, он вернулся во Францию, где написал книгу о своем пребывании в России, изданную в Париже в 1725 г. (Deschisaux, 1725). В декабре этого же года Дешизо снова получил от короля Людовика XV разрешение на путешествие в Россию. В Петербург он приехал в 1726 г. и изложил президенту Академии наук цель своего возвращения. Он просил: 1) взять его на службу в качестве ботаника с годовым жалованьем в 300 рублей, как было условлено в первый его приезд; 2) если эта просьба не будет удовлетворена, дать согласие на путешествие по России и Персии для ботанических

исследований. Просьбы Дешизо не были выполнены. Место ботаника было занято Буксбаумом, ему же было поручено проездом через Персию исследовать лекарственные растения, записывать, где они растут, собирать их для снабжения императорской аптеки. Дешизо было предложено путешествовать на свои средства, президент Академии наук обещал дать ему рекомендательные письма, но, пробыв в России пять недель, Дешизо вернулся во Францию. Свое второе путешествие он описал в книге, изданной в Париже в 1727 году (Deschisaux, 1727). В ней нет ничего относящегося к ботанике, если не считать упоминания о том, что в лесах под Петербургом растут сосна, ель, береза и рябина. Вопросам ботаники посвящена первая книга Дешизо, разделенная на две части: 1) «Естественная история растений России»; 2) «Проект сада лекарственных растений в С.-Петербурге».[1]

В литературе имеется ряд упоминаний о самом Дешизо и об этой книге. Первое из них припадлежит современнику Дешизо академику историку Г. Ф. Миллеру, встречавшемуся с ним в Петербурге (Миллер, 1890). Миллер не вынес о нем благоприятного впечатления как об ученом. По-видимому, этому способствовали резко отрицательные отзывы о Дешизо ботаника Буксбаума, подвергавшего насмешкам приезжего француза. Миллер считал, что в первой части книги автор проявляет слабые знания и высказывает ненаучные мнения. Лучшее впечатление осталось у Миллера от второй части книги, излагающей проект аптекарского сада в Петербурге, но он замечает, что проект не был нужен, так как такой сад уже существовал и при нем находился искусный садовник. Академик Ф. Рупрехт разделял отрицательное мнение о Дешизо как ботанике, высказанное Г. Ф. Миллером, и, так же как Миллер, считал ненужным проект аптекарского сада, составленный Дешизо (Рупрехт, 1865).

Приведем отзыв о книге, высказанный известным ботаником начала нашего века Д. И. Литвиновым: «В первой части (книги) находим едва ли не первые в ботанической литературе сведения, правда весьма краткие, о флоре окрестностей С.-Петербурга и Москвы. Называется по латыни несколько растений ... по ботанике упоминаются издания Буксбаума и московский гербарий Арескина. Вторая часть брошюры составляет проект устройства в С.-Петербурге сада для лекарственных растений и ботанического сада, которые автор различает» (Литвинов, 1909).

Третий отзыв принадлежит современному нам автору, В. Л. Некрасовой (1945). Высказывается положительное мнение о проекте создания «Медицинского сада», изложенного Дешизо, который указывает на необходимость расположения растений по системе, постройки бассейна для водных растений, выбора места для посева семян, устройства оранжерей и теплиц и т. д. Ботаник — заведующий садом должен жить на его территории, иметь запас бумаги для сушки растений и книги для их определения. Соображения Дешизо автор отзыва считает вполне рациональными и, очевидно, взятыми из структуры Парижского сада.

Попытаемся разобраться в этих отзывах и дать оценку книги французского ботаника. Положительное мнение о его проекте медицинского сада представляется нам вполне убедительным. Он несомненно составлен на уровне ботанических знаний того времени. Этим снимается утверждение Миллера, что такой проект не был нужен. Для уже существовавшего в Петербурге сада многие рекомендации Дешизо могли представить несомненный интерес, оказаться новыми и полезными.

Весьма существенно замечание, что сведения в книге Дешизо о флоре петербургских окрестностей являются едва ли не первыми в ботанической литературе. Здесь следует внести две поправки: Дешизо называет не несколько, а 23 растения, растущие в окрестностях Петербурга, но не Москвы; он упоминает не издания ботанических сочинений Буксбаума, а составленный им рукописный перечень растений.

Какие же из сведений, собранных в России приезжим французским ученым, представляют интерес для истории русской ботаники? К ним, на наш взгляд, следует отнести перечисление растений, которые выращивались в царских оранжереях: алоэ, опунции, инжиры, ананасы, кофейное дерево, пальмы, ливанский кедр, «индийский орешник», молочайник, пробковое дерево, тюльпанное дерево, испанский жасмин, желтофиоль, зимовник черный, апельсины, лимоны разных сортов и «растения двух Индий», как в лучших ботанических садах.

Интересно отметить, что сообщение о двух гербариях растений, собранных под Москвой лейб-медиком царя Арескиным и врачом царицы Поликала, впервые опубликовал в 1725 г. Дешизо.

Безусловный интерес представляет список растений, растущих в окрестностях Петербурга, приведенный в книге Дешизо, но не по его наблюдениям, а на основании рукописного перечня растений, сделанного Буксбаумом. Вот что об этом

---

[1] Обе книги Дешизо, имеющиеся в Государственной публичной библиотеке в Ленинграде, являются библиографической редкостью. Представляется целесообразным поэтому дать их подробное библиографическое описание. [Deschisaux Pierre]. Mémoire pour servir à l'instruction de l'histoire naturelle des plantes de Russie et à l'etablissement d'un jardin botanique à Saint-Petersbourg. Divisé en deux parties, par monsieur Deschisaux. [Paris], 1725, 33 стр. (На стр. 25—33 дан текст «Проекта сада лекарственных растений...» на латинском языке). [Deschisaux Pierre]. Voyage de Moscovie. Par le sieur Deschisaux, docteur en médicine. A Paris, de l'imprimerie de C. L. Thiboust, 1727, 40 стр.

говорит сам Дешизо: «Я не умолчу о том, что если я имею некоторые начальные знания об отдельных растениях, растущих в этой стране, я их получил от этого сведущего ботаника. Сам я их не наблюдал и не исследовал».

Возникает вопрос, в чем заключалась деятельность самого Дешизо во время его пребывания в России? Он пишет вполне откровенно, что ничего существенного в области ботаники сделать ему не удалось. Из восьми месяцев, проведенных им в России, четыре снег покрывал землю и не давал делать ботанические наблюдения. В другие четыре месяца он не мог сделать что-либо значительное по следующим причинам: только что прибыл в незнакомую, чуждую страну, находящуюся в большом отдалении от Франции, не имел в ней знакомых, не знал языка, взял с собой мало денег. Единственная работа, выполненная им самим, была рукопись о проекте медицинского сада в Петербурге, которую он передал архиатеру (главному врачу) И. Д. Блюментросту. Оценку этой работы мы уже дали.

Вернемся к списку растений из окрестностей Петербурга. Названия некоторых растений расшифровать очень трудно, другие же несомненно относятся к следующим родам: *Lamium*, *Cicuta*, *Drosera*, *Arum*? *Sorbus*, *Vaccinium* (черника, брусника, клюква), *Pyrola*, *Daphne*, *Stellaria*, *Barbarea*, *Triglochin*, *Oxalis*, *Viola*, *Antennaria*, *Veronica*, *Menyanthes*.[1]

Как уже упоминалось, Буксбаум насмехался над французским ботаником, рассказывал ему всякие небылицы, пользуясь его незнанием русской жизни. Но обстоятельства сложились так, что рукописный перечень растений, растущих в окрестностях Петербурга, впервые опубликовал не автор его, а Дешизо, относившийся с большим уважением к Буксбауму и, по-видимому, не обращавший внимания на его насмешки. Публикация эта произошла не в России, а во Франции. Сам же Буксбаум значительно позже описал в печати некоторые растения из этого списка: три в 1729 г., и три в 1732 г. (Buxbaum, 1729, 1732).

Приложение к статье

ИНСТРУКЦИЯ Д'ИНАРА О СОСТАВЛЕНИИ ГЕРБАРИЯ.[2]

«СПОСОБ ЗАСУШИВАНИЯ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ИХ СОХРАНЕНИЯ»

Выберите на растении, которые вы захотите засушить, самую лучшую ветку, т. е. такую, на которой будут самые зеленые и самые нетронутые листья, отбрасывая ветки с желтыми или изъеденными листьями, предпочитая ветки с цветами или плодами. Срежьте эту ветку по длине большого листа серой бумаги. Срежьте также нижние листья этого растения, которые, иногда, отличаются от листьев стебля и, обычно, бывают больше их. Если растение меньше длиной, чем лист бумаги, нужно вынуть его из земли с корнем, что делается со всеми маленькими растениями для того, чтобы их засушить. Затем положите указанное растение между первыми листами дести серой бумаги, сшитой по корешку, с тем, чтобы листья бумаги были соединены вместе, стараясь хорошо расположить растение, вытянуть и разгладить листья и цветы, чтобы они не были смяты. Если вы сорвали несколько веток растения, вы можете их уложить одну за другой, так как отмечено ниже, разделив их листами бумаги. Если листья растения слишком велики, вы их разрежете на несколько кусков, по высоте и широте серой бумаги. Вы приложите к каждому растению маленький нумерованный билетик, на котором напишете название этого растения в данной местности, если вы его знаете, указав день, когда вы его сорвали, и где оно растет: в деревне, в лесах, на берегах или в воде, на берегу моря или в море, на горах или между скал. Отметьте также, употребляют ли его в научных целях и пользуются ли им в медицине. Затем вы положите эти растения, таким образом подобранные, с их номерами, в серую бумагу, между двумя дощечками, на которые вы положите какой-нибудь груз, чтобы подержать растения под прессом, чтобы, высыхая, они не сморщились. На следующий день нужно будет переменить в растениях бумагу, чтобы они не стали загнивать, вытащив влажную бумагу, заменить ее сухой ... если окажется несколько смятых или плохо уложенных листьев или цветков, следует их снова расправить, чтобы они были расположены в бумаге так, как в своем природном состоянии. Когда они будут хорошо уложены, вы их поместите между дощечками и положите на них тяжесть. Менять бумагу будете ежедневно, пока растения не станут сухими.

Затем вы выложите на воздух или на солнце мокрую бумагу, чтобы пользоваться ей снова. Если не будет солнца, бумагу можно выгладить утюгом. Когда растения высохнут, их нужно положить в пол дести серой бумаги, сшитой по

---

[1] При расшифровке названий растений, произраставших в царских оранжереях и в окрестностях Петербурга, приведенных в книге Дешизо, автор пользовался консультацией ботаника — проф. Е. Г. Боброва.

[2] ЛО Архива АН СССР, ф. 1, оп. 3, № 7, лл. 185 обор.—187. Перевод инструкции также выполнен нами.

корешку, отделив друг от друга двумя листками бумаги. Когда будет достаточное количество растений, чтобы наполнить пол дести бумаги, их надо оставить так уложенными на некоторое время. Когда они совсем высохнут, каждое растение со своим номером надо положить в отдельный несшитый листок бумаги, затем уложить их все в деревянный ящик, засмолив в нем стыки досок, и покрыть его навощенным полотном на случай пересылки.

Если растения маленькие, их можно положить столько, чтобы наполнить каждый листок бумаги, если только они не будут разных видов, чтобы не ошибиться, приняв одно за другое.

Если вы пошлете семена растений, нужно собирать самые спелые, подержать их несколько дней на воздухе, чтобы они высохли. Семена нужно собирать как на культивируемых растениях, так и на дикорастущих...

Вы разделите их по видам, положите в бумагу или все вместе в мешок, затем уложите в деревянный ящик, засмолив стыки досок, обернете его навощенным полотном, чтобы не проникла влага, под действием которой семена могут прорасти и загнить. Отправляясь в сельскую местность для сбора растений, нужно взять маленькую лопатку и папку с бумагой. Лопатка нужна, чтобы извлекать растения из земли с корнем, а папка, чтобы их складывать для сушки. Бумагу нужно взять и для того, чтобы завернуть собранные семена.

Что касается морских водорослей, прежде чем приступить к сушке, их опускают на четверть часа или около того в пресную воду, чтобы их обессолить. Потом развешивают на веревках, чтобы немного подсушить, затем укладывают в серую бумагу таким же образом, как другие растения, и меняют ее, как было сказано выше».

ЛИТЕРАТУРА

Голиков И. (1792, 1794). Дополнения к «Деяниям Петра Великого...» (1792), 10:179; (1794), 11:399. — Дополнения к Актам историческим. (1857). 6:360—364. — Княжецкая Е. А. (1960). О причинах избрания Петра I членом Парижской Академии наук. Изв. ВГО, 92, 2:154—158. — Липский В. И. (1913). Исторический очерк С.-Петербургского Ботанического сада (1713—1913). В кн.: С.-Петербургский Ботанический сад за двести лет его существования, ч. 1:7, 69—70, 167. — Литвинов Д. И. (1909). Библиография флоры Сибири. Тр. Бот. музея Акад. наук, 5:177—178, 74. — Мемория, поданная Петру Великому А. П. Волынским. (1841). Русск. вестник, 2, 5:378. — Миллер Г. Ф. (1890). История Академии наук (1725—1743):80—83. — Некрасова В. Л. (1945). К истории Ботанического сада Академии Наук (1735—1812). Сов. бот., 13, 2:13—37. — Новлянская М. Г. (1970). Даниил Готлиб Мессершмидт:8—9, 5, 13. — Рихтер В. (1820). История медицины в России, ч. 3:23 с примеч., 155. — Рупрехт Ф. (1865). Материалы для истории Академии Наук по части ботаники:2, 3. — Сборник выписок из архивных бумаг о Петре Великом. (1872). 2:76—77. — Федченко Б. А. (1913). Гербарий С.-Петербургского Ботанического сада. В кн.: С.-Петербургский Ботанический сад за двести лет его существования, ч. 2:10. — Buxbaum I. C. (1729). Nova plantarum genera. Commentarii Academiae scientiarum Imperialis Petropolitanae, 2:345—346. — Buxbaum I. C. (1732). De propagatione fungorum per radices. Commentarii Academiae scientiarum Imperialis Petropolitanae, 3:264—267, 273. — [Deschisaux P.] (1725). Mémoire pour servir à l'instruction de l'histoire naturelle des plantes de Russie et à l'etablissement d'un jardin botanique à Saint-Petersbourg. — [Deschisaux P.] (1727). Voyage de Moscovie. — Fischer G. (1812). [Гербарий Петра I] Mémoires de la société impériale des naturalistes de Moscou, 3:V—VI. Larousse P. (s. a.) Grand dictionnaire universelle, 6:539.

Ленинград.

(Получено 17 V 1971).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 : 632.51

ИВАН НИКАНОРОВИЧ ШЕВЕЛЕВ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

1 июня 1969 г. исполнилось 100 лет со дня рождения известного ботаника, доктора сельскохозяйственных наук и профессора, специалиста по сорным растениям И. Н. Шевелева.

И. Н. родился в с. Костьково Калининской обл., в семье служащего. Родителям было трудно прокормить десять детей и вывести их «в люди», тем не менее И. Н., еще с детства приученный к труду, в 1890 г. окончил семинарию и затем 17 лет работал учителем в земской школе.

На нелегальном учительском собрании в 1904 г. он был избран делегатом от Новоторжского уезда на Всероссийский (нелегальный) съезд учителей, который проходил в местечке Юстилла (Финляндия). Преследуемый царскими властями, И. Н. Шевелев в 1905 г. чуть не погиб от рук черносотенцев.

В 1907 г. И. Н. оставил школу и поступил учиться в Юрьевский (Тартуский) университет на естественное отделение физико-математического факультета, который окончил через четыре года. Затем он стал практикантом в Бюро прикладной ботаники Ученого комитета Министерства земледелия. Вскоре И. Н. написал работу «Сорные растения на полях Петербургской губернии и семена их в зерне и почве», которую представил как кандидатскую диссертацию и успешно защитил ее в Юрьевском университете.

В 1912 г. И. Н. был приглашен на Екатериновскую (ныне Синельниковскую) сельскохозяйственную опытную станцию. Здесь он проработал более 25 лет заведующим отделом сорных растений. Всю свою жизнь И. Н. посвятил изучению биологии сорняков и разработке способов борьбы с ними. Он разрабатывал методологические вопросы исследований, определял видовой состав сорных растений на опытной станции, а также на Пятихатском опытном поле, на опытном участке около Игрени и около ст. Гришино; изучал фазы развития сорняков, их семенное и вегетативное размножение; исследовал морфологию корневых систем основных засорителей полей; выявлял паразитные виды и условия их существования. Установив, что в районах его деятельности самыми злостными сорняками являются овсюг и осот розовый, он уделил наибольшее внимание изучению этих видов; при исследовании взаимоотношений культурных и сорных растений в том или ином агрофитоценозе он изучал их надземные и подземные органы.

Оригинальными работами И. Н. Шевелева по методике учета засоренности почвы, о динамике засоренности посевов в севообороте, а также его исследованиями корневых систем интересовались Н. И. Вавилов и Н. А. Тулайков и дали этим работам высокую оценку.

И. Н. никогда не отрывался от практики. Все исследования сорных растений он посвящал задаче их быстрейшего уничтожения. И. Н. часто бывал в колхозах и совхозах, выступал с докладами на всесоюзных, республиканских, областных и районных конференциях, где давал советы по борьбе с сорняками. Им опубликовано много книг и брошюр по биологии сорных растений и борьбе с ними.

Работая в 1933 г. в Харьковском сельскохозяйственном институте, И. Н. впервые у нас в стране организовал кафедру сорных растений. В 1934 г. он был инициатором создания и руководителем такой же кафедры в Днепропетровском сельскохозяйственном институте, где он также руководил кафедрой ботаники и физиологии растений с 1937 г. до конца жизни. Он умер 30 марта 1950 г.

И. Н. Шевелев был активным общественным деятелем. Длительное время он состоял членом секции зерновых и бобовых культур при Всесоюзной сельскохозяйственной академии им. В. И. Ленина (ВАСХНИЛ). И. Н. неоднократно избирался депутатом Днепропетровского городского Совета депутатов трудящихся. Он работал не в одиночку. под его руководством выполнили и защитили кандидатские диссертации Л. В. Поленов, И. Ф. Доброхлеб, Л. С. Мерешко, В. А. Черняев и др. Среди последователей И. Н. следует отметить специалиста по сорной растительности И. А. Макодзебу, ныне покойного.

И. Н. оставил большое научное наследие — его многочисленными трудами по сорным растениям многие специалисты по сельскому хозяйству пользуются и сейчас.

8 декабря 1969 г. в Днепропетровске с участием членов Всесоюзного ботанического общества состоялось объединенное заседание ученых советов Всесоюзного научно-исследовательского института кукурузы, Днепропетровского сельскохозяйственного института и Синельниковской селекционно-опытной станции. С воспоминаниями выступили профессора А. Л. Бельгард, А. Т. Лысенко, академик ВАСХНИЛ А. И. Задонцев, Л. В. Поленов, И. А. Макодзеба и Л. А. Матюха, а также бывшая сотрудница И. Н. Шевелева, ныне пенсионерка О. И. Скрипалева.

А. В. Фисюнов.

Всесоюзный научно-исследовательский институт кукурузы, г. Днепропетровск.

(Получено 12 I 1970).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УДК 006.22 : 58 (497.2)

БОЛГАРСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО И РАЗВИТИЕ БОТАНИКИ В БОЛГАРИИ

D. YORDANOV AND S. KOZHUKHAROV. THE BULGARIAN BOTANICAL SOCIETY AND BOTANICAL SCIENCE IN BULGARIA

Исследование флоры и растительности в Болгарии имеет свою длинную и насыщенную интересными открытиями историю. Сложный рельеф, разнообразие петрографического строения почвообразующих пород, да и само географическое положение страны, находящейся под влиянием нескольких различных климатов, определяют значительное богатство видов и разнообразие растительных сообществ в нашей стране.

Богатство флоры Болгарии привлекало внимание ряда ботаников еще в XVIII веке, развитие же национальной ботанической школы началось уже в первые годы после освобождения страны от оттоманского ига. Первые шаги болгарской ботаники были чисто флористическими, болгарские ученые опирались на традиции, созданные иностранными ботаниками, находясь под влиянием немецкой и, в особенности, русской флористической школ, «Флорами» и «Определителями» которых пользовались первые болгарские ботаники. Бóльшая часть первых болгарских ботаников были учителями, основной обязанностью которых было ведение школьных занятий, однако энтузиазм и любознательность, характерные для каждой молодой нации, поддерживали у них исключительную трудоспособность. Плодом ее были первые большие личные флористические коллекции, которые послужили основой для современных софийских гербариев. Благодаря этим пионерам, среди которых можно назвать такие имена, как Ап. Явашев, Ст. Георгиев, Ан. Тошев, В. Давидов, Ив. Нейчев, Ив. Урумов, В. Стрибырни и др., к 1910 г. исследование болгарской флоры перешло в руки преимущественно болгарских ученых, хотя оно все еще было неразрывно связано с изучением болгарской природы вообще. Об этом свидетельствует тот факт, что многие коллекционеры, в особенности из числа учителей, собирали как растения, так и животных. Так как фауна и геология страны также являлись объектом усиленного изучения болгарской любознательной интеллигенции, то вполне естественно, что первоначально в 1896 г. было создано болгарское природоиспытательное общество. Общество издавало «Ежегодник болгарского природоиспытательного общества» (первый том был издан в 1896 г.). В нем были опубликованы исследования по болгарской флоре и флористической географии. Природоиспытательное общество сыграло несомненно большую роль в развитии ботанических исследований в Болгарии, о чем можно судить по числу публикаций ботанического характера в его изданиях. В 1923 г. из Природоиспытательного общества обособляется ботаническая группа и организуется самостоятельное Болгарское ботаническое общество. Оно начинает издавать «Известия болгарского ботанического общества». Связь между этими двумя обществами продолжала существовать, и целый ряд геологов и зоологов, интересующихся ботаникой, входили и в число членов Ботанического общества. Новое общество ставило своей целью разработку научных вопросов в области ботаники и изучение флоры Болгарии (ст. 2 Устава), причем на собственные средства членов, без каких-либо субсидий. Несмотря на ограниченность средств, Общество стало единственным объединяющим болгарских ботаников органом и играло роль надучрежденской институции, во многих отношениях оказывающей воздействие на индивидуальные планы своих членов. Согласно ст. 3 Устава Общества флора Болгарии изучалась по утвержденному Обществом плану, разработанному руководством Общества и одобренному на Первом общем собрании. В конце каждого года секретарь Общества давал отчет о выполнении этой статьи Устава.

В начальный период своего существования Общество пополняло свои ряды за счет «всех, кто интересуется ботаникой и кто предоставит рекомендации от двух

членов Общества». Прием в члены происходит на общем собрании. Позднее как основное условие членства было принято, чтобы кандидат в члены Общества имел опубликованные научные труды или научные статьи по ботанике.

Общество было создано по инициативе 34 членов-основателей, в их числе были видные болгарские ботаники и биологи Ст. Петков, М. Попов, Н. Стоянов, Б. Стефанов, Д. Йорданов, Ив. Урумов (первый болгарский академик-ботаник), Б. Ахтаров, Ал. Родославов, П. Козаров (известный болгарский физиолог растений) и др. В составе членов-основателей были некоторые зарубежные ботаники, в частности английский ботаник, исследователь балканской флоры и растительности В. Турил, ассистент ботанического музея в Даалеме Й. Матфельд, приват-доцент Пражского университета Ф. Новак, австрийский ботаник Л. Дергани и, в особенности, крупные советские ботаники — А. А. Гроссгейм и Б. А. Федченко. Последний в 1931 г. был избран почетным членом Болгарского ботанического общества вместе с известным исследователем болгарской флоры Й. Веленовским и А. Дегеном. Эти зарубежные члены Общества постоянно оказывали помощь своим болгарским коллегам, будь то обмен материалами и литературой или консультации при определении некоторых новых для страны или для науки вообще растительных таксонов.

Для начального периода деятельности ББО было характерно медленное увеличение членского состава ввиду строгих требований, предъявляемых к кандидатам, занимающихся исследовательской работой в области ботаники. В Общество принимались главным образом специалисты-ботаники, работающие в государственных институтах и университете, и в меньшей мере — агрономы и врачи. Руководство Обществом осуществлялось Правлением в составе 5 человек — председателя, зам. председателя, секретаря, кассира и библиотекаря. Особые заслуги в организационном отношении имеет проф. Ст. Петков — долголетний исследователь водорослей в Болгарии и Д. Йорданов, первый — как председатель, а второй — как секретарь Общества в течение 20 лет. Усилия руководства были направлены, в частности, на издание печатного органа БО «Известий болгарского ботанического общества». В течение 18 лет в них публиковались оригинальные научные исследования и информации организационного характера; многие статьи публиковались на иностранных языках. Об интересе к этому журналу свидетельствует тот факт, что его рассылали в порядке обмена почти в 97 научных учреждений в 27 странах, особенно много экземпляров «Известий ББО» отправлялось в СССР. Несомненно, что это последнее обстоятельство указывает на тот большой авторитет, который получила советская ботаническая наука в нашей стране. В результате такого обмена в библиотеке Общества сейчас имеется целый ряд ценных советских периодических ботанических изданий. Не случайно в журнале «Известия Болгарского ботанического общества» посейчас легко можно почувствовать силу и структуру известного периодического издания «Советская ботаника».

Основные результаты координирующей и направляющей деятельности ББО за этот период можно увидеть в целенаправленном изучении флоры Болгарии, в исследованиях основных ее элементов, в выделении ботанико-географических областей и геоботаническом районировании, в стремлении установить происхождение и выяснить развитие болгарской флоры, в исследовании совокупного влияния различных смежных флористических провинций на флору и растительность Болгарии.

На проводимых ежемесячно собраниях Общества эти вопросы, хотя и не всегда включенные в план, подвергались углубленным дискуссиям, намечались пути их разрешения. Несомненно, именно это и определило в значительной степени характер лучших исследований, осуществленных в области отечественной ботаники. Среди них можно указать такие, как «Флора Болгарии» Н. Стоянова и Б. Стефанова, написанная и опубликованная почти полностью на частные средства, «Опыт характеристики главных фитоценозов в Болгарии» Н. Стоянова, «Фитогеографические элементы в Болгарии» и «Монография рода *Colchicum*» Б. Стефанова, «О распространении степной растительности в Болгарии», «Фитогеографическое изучение болотистых местностей в Болгарии», «Растительность юго-восточных болгарских холмистых районов» и «Растительные соотношения в болгарских частях горы Странджа» Д. Йорданова. Следует упомянуть также и ценные исследования Н. Стоянова относительно луговой растительности в Болгарии; исследования Н. Стоянова, Б. Стефанова, Д. Йорданова и Б. Китанова фоссильной флоры Болгарии. К сожалению, нельзя перечислить все ценные исследования низшей флоры и бриофлоры, результаты которых будут обобщены во «Флорах» или «Конспектах». Отметим только, что акцент в деятельности ББО в значительной мере падал на флористические фитогеографические исследования. Это было обусловлено ограниченными материальными возможностями ББО; Университет и специальные научные институты, имевшие свой особый бюджет, также не могли предоставить средства на проведение научно-исследовательской работы и финансировать исследования, для которых были бы необходимы дорогостоящая аппаратура и специальные условия для работы.

Нельзя не остановиться на очень важном разделе деятельности Общества — на его усилиях по охране болгарской природы и, в частности, лесов и редких, исчезающих видов растений. Публикуя многочисленные статьи в разных журналах, направляя требовательные письма в адрес Министерства земледелия, болгарские ботаники остро реагировали на хищническое вырубание лесов, подчеркивая все последствия этого для природы и хозяйства страны. В результате этой борьбы были

организованы в стране заповедники: «Бистришкий» на Витоше, «Парангалица» в Рильских горах, «Гората» в устье Ропотамо.

В сентябре 1944 г. наша страна стала на путь социалистического развития и огромные изменения, произошедшие в жизни нашего народа оказали большое влияние на научную жизнь и на все научные организации в нашей стране, в том числе и на ББО, научные учреждения были реорганизованы, наука превратилась в важнейшую производительную силу. Были созданы новые институты с ботанической тематикой, многократно увеличились средства, выделяемые государством для научных исследований. Были запроектированы и созданы крупные ботанические сводки, такие как «Паспортизация лугов и пастбищ в Болгарии», «Флора Болгарии» (10 томов). Ряды ББО пополнились молодыми членами. Опыт советской ботанической науки получил свободный и широкий доступ в нашу страну.

Все это благотворно отразилось на жизни и деятельности ББО. К 1955 г. состав членов Общества увеличился. Новые условия нашли отражение в новом уставе Общества. Была начата разработка широкого круга ботанических проблем, неразрывно связанных с преобразующей народное хозяйство страны политикой Болгарской коммунистической партии. По новому уставу можно было создавать при Обществе секции, чем юридически утверждалась структура, имеющая больше возможностей для охвата различных разделов развивающейся науки. На Первой национальной конференции болгарских ботаников в 1959 г. была ясно выявлена сложность задач Общества в условиях социалистического строительства. На этом начальном этапе Обществом руководил академик Н. Стоянов, остававшийся бессменным председателем его до 1965 г. Под эгидой Болгарской академии наук ББО стало действительным общественным форумом по ботанике. Ежемесячно, по традиции, обсуждались труды его членов, которые публиковались в «Известиях Ботанического института БАН». Наряду с этим осуществлялось издание 10-томной «Флоры Народной Республики Болгарии», сборников и монографий, издаваемых Издательством Болгарской академии наук, появился ряд новых специализированных изданий, возрос объем старых, работы болгарских ученых получили широкий путь для выхода в свет.

В таких условиях роль ББО как координирующего (на общественных началах) органа расширилась, возникли и характерные для такой роли трудности. В настоящее время в структуре ББО 5 секций: высших растений, низших растений, геоботаники и экологии, палеоботаники, физиологии, биохимии, цитологии и эмбриологии растений; секции объединяют около 200 специалистов, ведущих интенсивную научно-исследовательскую работу. Традиция принимать в члены только активно работающих в области ботаники научных работников была продолжена и нашла отражение в новом Уставе Общества.

Особое значение в этот новый, второй период развития ББО имели решения сентябрьского Пленума БКП 1969 г. В духе этих решений были расширены координационные задачи, и усилия болгарских ботаников были сосредоточены на меньшем числе основных проблем. Наряду с публикацией «Флоры НР Болгарии», издание которой отвечало новым задачам социалистического строительства, возникли и успешно разрешались новые проблемы — создание «Крупномасштабной карты растительности», «Хромосомного атласа цветковых растений», создание монографии «Массовое культивирование водорослей», «Цитоэмбриологическое изучение родов, имеющих важное хозяйственное значение», «История растительности и атлас фоссильных растений Болгарии», «Новые аспекты исследования стимуляции растений», «Целенаправленное изучение полезных растений». Все эти проблемы составили основную тематику Второй национальной конференции по ботанике, состоявшейся в октябре 1969 г. и посвященной 25-летию освобождения Болгарии от господства капитализма. Эта конференция была особенно полезна тем, что напомнила об интернациональных обязательствах болгарских ботаников. Мы были счастливы провозгласить 19 зарубежных ботаников из всех социалистических стран почетными и регулярными членами ББО и в их числе 6 представителей советской ботанической науки. Это видные советские ученые: П. М. Жуковский (почетный член), Е. М. Лавренко, А. Л. Тахтаджян, А. Л. Курсанов, М. М. Голлербах, Д. К. Зеров. Труды этих очень уважаемых советских ученых, которые хорошо известны в нашей стране, сыграли особенно важную роль в подготовке болгарских ботаников и внесли много методологически нового в ботанические исследования в Болгарии.

Одним из наиболее существенных элементов деятельности ББО в этот второй этап его существования было новое понимание задач современной международной коллаборации, прежде всего в пределах социалистической системы. ББО будет концентрировать свои усилия прежде всего в области такого сотрудничества, которое будет отвечать современным требованиям создания более тесной связи между социалистическими странами во всех сферах общественно-политической их деятельности. Особое значение для всех нас, ботаников социалистических стран, будет разработка общих научно-исследовательских задач, позволяющая на практике создавать условия для широкого и непрерывного обмена научной информацией. В этом отношении следует напомнить некоторые решения, принятые последней ботанической конференцией по разработке общих тем, в частности в отношении изучения ареалов отдельных родов в их полном объеме, когда ареал охватывает территорию нескольких смежных стран. Всесторонне изучаются такие роды, работа над которыми дает возможность применить различные методы исследования и которые представляют собой удобные объекты для раскрытия специфических законо-

мерностей формообразовательных процессов в данной группе. Такие разработки можно будет использовать в качестве эталонов в биосистематических исследованиях и в других группах. Детальные эталонные разработки осуществляются и в других разделах ботаники — геоботанике и экологии, физиологии и биохимии, цитологии, анатомии, морфологии и эмбриологии растений.

Для нас, болгарских ботаников, огромный опыт советских ботаников всегда имел особое значение в осуществлении всех наших начинаний. Для иллюстрации достаточно указать на являющиеся для нас примером в работе два советских издания — «Флора СССР» и «Хромосомные числа цветковых растений», издания, имеющие огромное значение для общего развития ботаники и получившие высокую оценку во всех странах мира.

В 1973 году Болгарское ботаническое общество будет отмечать свое 50-летие. Годы, отделяющие нас от этой юбилейной даты будут годами интенсивных исследований во всех разрабатываемых в нашей стране областях ботанической науки. Болгарские ботаники надеются, что смогут поделиться со своими коллегами из социалистических стран многими новыми сведениями о флоре и растительности Болгарии, своими достижениями в различных разделах ботаники.

Академик *Д. Йорданов*, председатель ББО,
Ст. Кожухаров, орг. секретарь ББО.

София.

(Получено 23 II 1971).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 (47+57)58 (208)

В ПРЕЗИДИУМЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

O. F. MIKRIUKOVA. IN THE PRESIDIUM, SECTIONS AND COMISSIONS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Президиум Всесоюзного ботанического общества на заседаниях 12 мая и 10 ноября 1970 г. и 16 февраля 1971 г., основываясь на ходатайстве группы действительных членов ВБО, работающих в гг. Ульяновске, Хабаровске и Волгограде, принял решение об организации Ульяновского, Хабаровского и Волгоградского отделений.

На заседании Президиума ВБО 24 мая 1971 г. было принято решение избрать М. С. Боч председателем, а Т. К. Юрковскую секретарем секции болотоведения.

Председателем Комиссии по биологическому разрушению материалов избрана Ю. Н. Нюкша.

Секретарем комиссии по охране растительности избран Н. В. Ловелиус.

В СЕКЦИЯХ И КОМИССИЯХ ВБО

Секция болотоведения

В 1970 г. после летнего перерыва возобновились заседания секции болотоведения. С ноября 1970 г. по май 1971 г. было проведено 6 заседаний.

24 ноября **М. С. Боч** (Ленинград) сделала доклад «Организация болотных исследований в Польше» (по личным впечатлениям). Доклад сопровождался демонстрацией диапозитивов (болот различных типов, характерных растений и болотных сообществ).

20 января 1971 г. состоялось заседание секции болотоведения совместно с подсекцией по изучению болот Научного совета по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны». Были обсуждены некоторые итоги стационарного изучения болот СССР за последние годы. Заслушаны отчеты Карельского, Латвийского, Красноярского и ряда других стационаров. В связи со смертью председателя секции А. А. Ниценко были проведены перевыборы. Председателем секции избрана М. С. Боч, ученым секретарем Т. К. Юрковская.

21 января заслушан доклад **А. А. Бойко и Е. Е. Петровского** (Ленинград) «Исследование закономерности распределения степени разложения по глубине и простиранию торфяного пласта».

2 марта **Т. Г. Абрамова** (Ленинград) доложила о неопубликованной работе И. Д. Богдановской-Гиенэф «О болотах плейстоцена». Работа, по мнению всех участников заседания, сохранила актуальность; в ней подчеркивается важность изучения растительных остатков плейстоцена для реконструкции ландшафтов того периода.

16 марта состоялось совместное заседание секции болотоведения и комиссий по классификации растительности и математической геоботанике, посвященное памяти А. А. Ниценко.

В. И. Василевич и **В. С. Ипатов** (Ленинград) сделали доклад «Вопросы геоботаники в работах А. А. Ниценко». Сообщение **М. С. Боч** называлось «Роль идей А. А. Ниценко в развитии болотоведения». В этих докладах, а также во вступительном слове В. Д. Александровой был охарактеризован вклад А. А. Ниценко в теорию геоботаники, его роль как организатора общественной деятельности ботаников и педагога.

9 апреля **В. Н. Ефимов** (Пушкин) прочитал доклад «Изменение состава и свойств торфяных почв в процессе сельскохозяйственного освоения». Основной вывод докладчика: цель освоения болот — не коренная переделка их природы, а разумное использование их плодородия.

11 мая **А. П. Пидопличко** (Минск) сделал доклад «Генезис торфяных и озерных отложений Белорусской ССР».

В 1970 г. секцией совместно с Научным советом по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны» была подготовлена экспозиция «Биогеоценозы болот», которая демонстрировалась на ВДНХ в павильоне «Биология, Академия наук СССР».

Подготовлен к печати 2-й том избранных трудов В. Н. Сукачева «Вопросы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии». Совместно с Институтом ботаники АН УССР ведется подготовка к совещанию по типологии болотных массивов.

Комиссия по математической геоботанике

С ноября 1970 г. по май 1971 г. было проведено 8 заседаний.

17 ноября 1970 г. **Ю. А. Злобин** (Ульяновск) сделал доклад «К методике определения численности подроста». Он подчеркнул необходимость учитывать неравномерность распределения подроста по площади фитоценоза и рекомендовал располагать учетные площадки в случайном порядке, а также использовать для оценки численности подроста бесплощадные методы.

18 декабря **Т. Н. Тархова** (Ленинград) прочитала доклад «Влияние условий местообитания на развитие моховых синузий». В докладе было рассмотрено влияние pH, ряда элементов почвенного питания и сомкнутости верхних ярусов на встречаемость и проективное покрытие наиболее распространенных видов мхов. Обработка материалов проведена с помощью дисперсионного и корреляционного анализов.

26 января **В. И. Василевич** (Ленинград) прочитал доклад «Метод оценки корреляции между обилиями видов». В докладе излагается метод корреляционного отношения при учете пространственного исключения.

22 февраля на совместном заседании с научным семинаром отдела геоботаники Ботанического института АН СССР **В. С. Ипатов** (Ленинград) доложил об итогах 3-го совещания по применению количественных методов в геоботанике, которое проходило в Риге со 2 по 5 февраля 1971 г.

26 марта на совместном заседании с секцией лесоведения и дендрологии **Е. Л. Маслаков** (Псков) прочитал доклад «Об особенностях дифференциации деревьев и структуры древостоя в групповых культурах сосны в условиях ельника брусничника».

13 апреля **Ю. Н. Нешатаев** и **Л. А. Добрецова** (Ленинград) сделали доклад «Опыт анализа растительности степей с применением коэффициентов сходства и ценотических градиентов для целей крупномасштабного картирования». Они рассказали о попытке составления геоботанической карты объективными методами на основе регулярной выборки.

12 мая **Ю. И. Самойлов** (Ленинград) прочитал доклад «Некоторые результаты сравнения экологических шкал».

Секция морфологии и анатомии растений

С декабря 1970 г. по июнь 1971 г. было проведено 9 заседаний, на которых заслушано 13 докладов.

4 декабря **Е. А. Мирославов** (Ленинград) сделал доклад «Проблема механизма устьичных движений».

22 декабря состоялся доклад **Г. А. Денисовой** и **Л. М. Беленовской** (Ленинград) «Локализация эфирных масел и кумариновых соединений в секреторных вместилищах подземных органов *Dictamnus gymnostylus* Stev.».

12 января 1971 г. **Е. А. Кондратьева-Мельвиль** (Ленинград) сделала доклад «Развитие проводящей системы стебля под влиянием развивающегося плода».

27 января **Е. К. Кардо-Сысоева** (Памирская биостанция) сделала сообщение о ботанических исследованиях на Памире.

9 февраля **А. И. Лящук** (Ленинград) прочитала доклад «О значении комплексов клеток в зародыше для прорастания семян». **З. Т. Артюшенко** (Ленинград) поделилась своими впечатлениями о поездке в Индию.

2 марта **В. И. Кожанчиков** (Ленинград) сделал сообщение «Новая попытка создания генетической классификации плодов». 9 марта **Б. Р. Васильев** (Ленинград) прочитал доклад «Анатомическое строение стебля некоторых двудольных и однодольных, выращенных при дефиците азота».

30 марта **В. К. Василевская** и **Н. В. Шилова** (Ленинград) сделали доклад «Анатомическое строение растущего побега и почки *Crataegus altaica* Lange».

15 июня состоялось заседание, посвященное памяти проф. В. Г. Александрова. На этом заседании были сделаны следующие доклады: **В. А. Москалева** (Москва) «Строение клеточной стенки древесины», **З. Е. Брянцева** (Москва) «Электронно-микроскопическое исследование строения клеточной стенки древе-

сины лиственницы в процессе ее делигнификации», **Е. С. Чавчавадзе** (Ленинград) «Эволюция тяжевой паренхимы в древесине хвойных», **М. И. Колосова** (Ленинград) «Эволюционная история простой перфорации».

Секция физиологии и биохимии растений

С ноября 1970 г. по май 1971 г. было проведено 6 заседаний, на которых заслушано 7 докладов.

25 ноября были прочитаны доклады **Т. В. Далецкой** (Ленинград) «Динамика гиббереллиноподобных веществ в процессе стратификации семян клена татарского» и **Е. Н. Поляковой** (Ленинград) «Физиологически активные вещества в семенах клена татарского».

15 декабря **Д. М. Гродзинский** (Киев) сделал доклад «Системы растительной клетки, управляющие ее метаболизмом (футурологический очерк)».

16 февраля **А. М. Степанова** и **А. В. Баранова** сделали доклад «Влияние света на метаболизм эндогенных органических кислот по циклу Кребса в листьях ревеня и табака».

23 марта **Э. А. Барашкова** (Ленинград) прочитала доклад «Изменение фракционного состава растворимых белков у озимых пшениц в связи с их морозоустойчивостью».

7 апреля состоялся доклад **Т. И. Ивановой** (Ленинград) «Изучение механизма действия высокой температуры на субклеточном уровне».

12 мая **Г. А. Одуманова-Дунаева** (Ленинград) сделала доклад «О роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений».

Комиссия по патологическим новообразованиям у растений

С ноября 1970 г. по апрель 1971 г. Комиссия провела 4 заседания, на которых было заслушано 5 докладов.

11 ноября **И. В. Каратыгин** (Ленинград) сделал доклад «Развитие в тканях *Zea mays* L. — возбудителя пузырчатой головни *Ustilago maydis* (DC.) Cda. в связи с его жизненным циклом».

19 марта **А. Б. Долягин** (Москва) прочитал доклад «Исследования развития опухолевого процесса у картофеля».

20 апреля **Л. В. Белоусова** (Ленинград) сделала сообщение «Морфогенез и морфогенетическое поле».

27 апреля были прочитаны доклады **В. В. Мазиной** (Ленинград) «Кила крестоцветных» и **М. А. Державиной** (Ленинград) «Физиология питания тлей в связи с вызываемым ими процессом образования галлов».

Секция флоры и растительности

Секция регулярно проводила заседания, посвященные реферированию новинок зарубежной ботанической литературы.

26 февраля 1971 г. **А. Е. Бобров** (Ленинград) сделал доклад «Новинки зарубежной ботанической литературы (реферативное сообщение)».

24 марта было заслушано сообщение **В. И. Грубова** (Ленинград) «Восточная Монголия».

7 мая состоялось заседание секции флоры и растительности совместно с комиссией по истории флоры и растительности, посвященное 100-летию путешествия А. П. и О. А. Федченко к северной окраине Памира (1871—1971).

Были сделаны следующие доклады: **С. С. Иконников** (Ленинград) «Итоги столетнего изучения флоры Памира», **О. Е. Агаханянц** (Минск) «Ботанико-географические исследования на Памире за период 1871—1971 гг.», **А. Ф. Сидоров** (Ленинград) «История происхождения растительного мира Памира».

Е. К. Кардо-Сысоева (Ленинград) продемонстрировала диапозитивы о Памире.

В течение января—мая 1971 г. секция вела подготовку к V совещанию по флоре и растительности высокогорий в г. Баку, а также к двум юбилеям 1972 года: 100-летию со дня рождения выдающихся русских ботаников Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова.

19 мая **А. П. Нечаев** (Хабаровск) сделал доклад «Реликтовые группировки растительности Нижнего Приамурья».

Секция лесоведения и дендрологии

С декабря 1970 г. по май 1971 г. проведено 5 заседаний, на которых заслушано 6 докладов.

16 декабря **О. Г. Чертов** и **В. Г. Яковлев** (Ленинград) сделали сообщение «Леса и лесное хозяйство Вьетнама».

13 января **А. А. Яценко-Хмелевский** (Ленинград) поделился своими впечатлениями о поездке во Францию и сделал доклад «Леса и лесное хозяйство Франции».

17 февраля **Л. И. Крестьяшин** (Ленинград) сделал сообщение «Новое о кедре сибирском на Кольском полуострове».

Было обсуждено также «Положение проекта основ лесного законодательства СССР»; решение бюро секции послано в Комиссию законодательных предложений Верховного Совета СССР.

4 апреля **С. Н. Санников** (Тюмень) сделал доклад «Экологические факторы возобновления сосновых боров Западной Сибири».

Микологическая секция

С ноября 1970 г. по март 1971 г. было проведено 8 заседаний и заслушано 11 докладов.

18 ноября были сделаны доклады **В. И. Горденко** (Ленинград) «Виды и характеристика рода *Macrosporium*» и **Л. И. Кандинской** (Ленинград) «Болезни новых для области кормовых и лекарственных культур».

26 ноября состоялось внеочередное заседание секции, на котором с докладом «Грибы сем. *Hyphomycetaceae*» выступил докторант Ленинградского университета из Германской Демократической Республики **Г. Р. Арнольди.**

17 декабря **В. Павлюшин** (Пушкин) сделал сообщение «Моделирование генетических взаимоотношений паразита и растения-хозяина».

28 декабря состоялись доклады **М. Т. Хомякова** (Ленинград) «Микозы усыхания яблони в Центрально-Черноземной зоне» и **Е. М. Кумачевой** (Ленинград) «Испытание препаратов против внутренней и наружной инфекции головни пшеницы».

28 января **В. И. Кравченко** (Пушкин) сделал доклад «Физиологическая специализация головневых грибов зерновых культур». 9 февраля **А. С. Доценко** (Ленинград) прочитал доклад «Фунгистазис почвы в связи с вертициллезным вилтом хлопчатника». 3 марта **А. А. Голубев** (Пушкин) сделал сообщение «Взаимоотношение видов *Ascochyta* с культурными представителями трибы *Viciae*».

23 марта состоялось заседание микологической секции совместно с секцией генетики и селекции микроорганизмов Ленинградского отделения Всесоюзного общества генетиков и селекционеров.

Были сделаны следующие доклады: **М. М. Левитин** (Пушкин) «Достижения и проблемы в области генетики фитопатогенных грибов»; **И. Г. Одинцова** (Пушкин) «Принципы внутривидовой дифференциации фитопатогенных грибов в связи с генетикой вирулентности и селекцией на иммунитет».

Большинство перечисленных докладов и сообщений опубликованы в журнале «Микология и фитопатология» в виде рефератов.

Комиссия по биологическому разрушению материалов

19 ноября 1970 г. **О. П. Кащеев** (Ленинград) сделал сообщение «Защита древесины конструктивных элементов деревянных судов».

Е. В. Тарасов (Ленинград) прочитал доклад «Современное состояние вопроса в биологической защите древесины при хранении».

23 декабря 1970 г. **В. Я. Частухин** (Ленинград) сделал сообщение о подготовке к 1-му Международному микологическому конгрессу в Лондоне 7—16 сентября 1971 г.

Р. М. Ильина (Ленинград) сделала доклад «Целлюлолитические свойства некоторых грибов». Она отметила зависимость между степенью разрушения субстрата и количеством образовавшегося мицелия.

26 февраля **И. Г. Каневская** (Ленинград) прочитала доклад «Об активности целлюлозоразрушающих грибов». В докладе были рассмотрены методы исследования целлюлолитической активности некоторых грибов.

13 марта **Г. И. Рубан** (г. Гатчина) сделала доклад «Фунгицидная защита промышленных изделий и материалов». В результате испытаний различных фунгицидов для защиты промышленных изделий и материалов предложены пентахлорфенол, пентахлорфенолят натрия, оксихинолин, бромтан.

30 марта **З. А. Загуляева** (Ленинград) сделала сообщение «О физиологии некоторых микромицетов». Было показано влияние различных способов стерилизации целлюлозы на доступность ее воздействию грибов.

23 апреля были сделаны 2 доклада: **С. Е. Ковалевой** (Ленинград) «Грибы, разрушающие растительные остатки некоторых сельскохозяйственных культур в условиях Ленинградской области» и **М. С. Родионовой** (Ленинград) «Влияние биологического налета на коэффициенты светопропускания и светорассеяния оптических систем». Установлена зависимость коэффициентов светопропускания и светорассеяния приборов от интенсивности биологических разрастаний.

27 мая **Е. Л. Татевосян** (Новосибирск) сделала доклад «Поражение пластмасс; влияние биологического разрушения на физико-химические свойства пластмасс». Установлено, что грибостойкость полимеров зависит от их свойств. Были изучены фторопласты, полистеролы, фенопласты.

Стационарная комиссия

С января по май 1971 г. было проведено 3 заседания.

12 февраля **Н. И. Бобровская** (Ленинград) сделала доклад «О связи транспирации пустынных растений с факторами, обусловливающими ее интенсивность».

5 марта **Е. Д. Мирошниченко** (Ленинград) сделала сообщение «Особенности разложения растительной массы в луговых сообществах».

14 апреля **В. А. Алексеев** (Ленинград) прочитал доклад «О методике измерений лучистой энергии в лесных фитоценозах».

Комиссия по просмотру учебников

23 марта 1971 г. состоялось заседание, на котором был заслушан доклад **Х. Х. Трасса** (г. Тарту) «Обсуждение книги Б. А. Быкова „Введение в фитоценологию“».

Секция палеоботаники

12 января 1971 г. состоялось заседание секции, на котором **Л. Ю. Буданцев** (Ленинград) сделал доклад «Троходендродофит — ранний этап формирования умеренной флоры цветковых в северном полушарии».

Альгологическая секция

С декабря 1970 г. по май 1971 г. проведено 5 заседаний.

9 декабря **Г. М. Лаврентьева** (Ленинград) сделала сообщение «О вертикальном распределении фитопланктона в небольших олиготрофных водоемах Псковской области».

26 января **И. А. Киселев** (Ленинград) сделал сообщение «Обзор докладов по водорослям и первичной продуктивности на 17-м Международном лимнологическом конгрессе (Израиль, 1968)».

10 февраля **Ю. Е. Петров** (Ленинград) прочитал доклад «Основные направления и этапы эволюции жизненного цикла у водорослей».

24 марта **Н. И. Караев** (г. Баку) сделал «Обзор рода *Navicula* в морях СССР».

19 мая **З. И. Глезер** (Ленинград) прочитала доклад «Некоторые новые данные по систематике диатомей рода *Iriceratium* Ehr. s. l.»

Комиссия по истории флоры и растительности

С 6 по 8 апреля 1971 г. в Ленинграде состоялось совещание «Метод конкретных флор в сравнительной флористике», организованное комиссией.

Докладчики не назначались, но среди лиц, интересующихся этими вопросами, был заранее распространен подробный перечень вопросов для обсуждения, сгруппированных в 5 основных тем. Все присутствующие могли высказываться по этим темам.

На каждом из 4 заседаний присутствовало 30—40 человек. Среди активных участников дискуссии были сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (А. И. Толмачев, Б. А. Юрцев, В. В. Петровский, Р. В. Камелин, О. В. Ребристая, С. С. Иконников, З. В. Карамышева, Н. В. Матвеева), Ленинградского университета (Н. А. Миняев, В. М. Шмидт, Е. Баранова), Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР, Лаборатории флоры и растительных ресурсов (Л. И. Малышев, Иркутск), Института ботаники АН Грузинской ССР (А. Л. Харадзе), Института ботаники АН Украинской ССР (В. И. Чопик), Гербария им. П. Н. Крылова и др.

Дискуссия прошла очень активно. Были выявлены различные подходы к изучению конкретных флор. Намечены необходимые методические исследования. Принято решение о проведении в 1973 г. следующего совещания, посвященного итогам работ, выполненных на основе метода конкретных флор.

Комиссия по изучению высокогорий

В г. Баку с 22 по 24 июня 1971 г. состоялось V Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Совещание было организовано комиссией по изучению высокогорий совместно с Институтом ботаники АН Азербайджанской ССР.

В Совещании приняли участие ботаники из 23 городов Советского Союза. Были представлены тезисы 130 докладов, из которых на 5 заседаниях было заслушано 44. В докладах освещались вопросы изучения флоры высокогорий Кавказа, Средней Азии, Карпат и Сибири, проблемы геоботанического изучения высокогорий, использования высокогорной растительности в народном хозяйстве, а также вопросы экологии, физиологии, биохимии и биофизики растений.

Тезисы докладов были напечатаны в г. Баку к открытию Совещания. (Редакция: М. Г. Абуталыбов, В. Д. Гаджиев, Л. И. Иванина, Г. М. Ладыгина, А. И. Тол-

мачев). Был также издан «Путеводитель ботанических экскурсий по Азербайджану» (составители В. Д. Гаджиев и Л. И. Прилипко).

После Совещания были проведены ботанико-географические экскурсии в районы Талыша и Малого Кавказа.

Успех проведенного Совещания был обеспечен большой организационной работой, проделанной Оргкомитетом (председатель акад. М. Г. Абуталыбов).

Большую помощь в проведении Совещания и экскурсий оказала Академия наук Азербайджанской ССР.

Секция культурных растений

С октября 1970 по май 1971 г. проведено 6 заседаний.

13 октября 1970 г. состоялось обсуждение книги «Цветы нашей Родины». Докладчик **С. Г. Сааков** (Ленинград) подверг критике ряд неправильных положений, указав на недостаточную компетентность авторов книги. Критике подверглись и иллюстрации в книге. Участники совещания пришли к единому мнению, что публикация таких книг недопустима.

8 января 1971 г. был заслушан доклад **Н. Р. Иванова** (Ленинград) «Разрешение белковой проблемы в растениеводстве за счет зерновых бобовых культур». Была показана роль однолетних бобовых пищевых и кормовых. Отмечены районы с оптимальными условиями возделывания для каждой бобовой культуры, приведены данные об их средней урожайности и выходе белка с единицы площади. В ходе заседания его участниками были затронуты следующие вопросы: значение короткостебельных сортов бобовых, факторы, определяющие урожаи бобовых в Дании, Бельгии и Нидерландах и другие вопросы.

В заключительном выступлении **П. М. Жуковский** подчеркнул, что проблема обеспечения человечества питанием, особенно белками, является международной проблемой. Она обсуждалась в ООН в 1970 и 1971 гг., изучение ее будет продолжаться.

23 марта был заслушан доклад **Ф. Д. Лихоноса** (Ленинград) «Яблоня, видовой состав, исходный материал для селекции».

7 апреля **П. М. Жуковский** (Ленинград) сделал доклад «О полиплоидии и современной таксономии культурных растений». Были рассмотрены явления полиплоидии в горных условиях у диких видов и многочисленные данные о полиплоидии у многих культурных растений.

Докладчик подчеркнул, что значение полиплоидии трудно переоценить. Уже созданы сотни полиплоидных сортов, которые значительно урожайнее диплоидов.

13 апреля **Н. А. Базилевская** (Москва) сделала сообщение «5 лет пребывания в Гвинее». Доклад был насыщен фактическим материалом о флоре Гвинеи. Было продемонстрировано более 200 цветных диапозитивов.

11 мая **Ю. Д. Сосков** (Ленинград) сделал сообщение «Изменчивость в культуре *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke».

Секретарь Президиума ВБО *О. Ф. Микрюкова.*

Ленинград.

(Получено 24 VIII 1971).

Vol. LVII *No. I.*

January, 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

G. A. Odumanova-Dunayeva. On the role of photosynthesis in photoperiodical reaction of plants. (6 textfigures) 3
I. A. Iljinskaja. Correction of the volume of the genus *Trochodendroides* and new fossil species of *Cocculus*. (4 textfigures and 4 tables) 17
T. B. Fursa. On the taxonomy of genus *Citrullus* Schrad. (2 textfigures). 31
V. N. Gladkova. On the origin of subfamily *Maloideae* 42
B. A. Yurtsev and **P. G. Zhukova.** Cytotaxonomical characteristics of endemic plants of mountainous North-East of Asia. (3 textfigures) 50
N. V. Lovelius. Fluctuations of arboreous plants accretion in the 11-years cycle of solar activity. (3 textfigures) 64
T. V. Sedova. Comparative cytological investigation of unicellular green algae. II. Some peculiarities of mitosis in *Palmellococcus*. (1 textfigure) 69
E. S. Teryokhin. On the possibility of using the concept «behavior» in studying, the evolution of plants. (2 textfigures) 75

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 90

N. S. Danilova and **Yu. V. Lastochkin.** A device for separate studies of apical and basal parts of root in connection with the composition of solution surrounding it. (3 textfigures). (90)

NEW TAXA 94

V. A. Samylina. *Birisia* — new genus of cretaceous ferns of Siberia. (1 textfigure and 2 tables). (94). — **O. V. Cherneva.** The new species of *Salvia* from North Africa. (101).

REPORTS 103

V. K. Vasilevskaya. Special type of anatomical structure in the family *Chenopodiaceae*. (3 textfigures). (103). — **G. V. Vasilieva.** Materials on the comparative anatomy of leaf in species *Agathis* Salisb. (*Araucariaceae*). (9 textfigures). (108). — **G. I. Savina.** Development of embryo sac in *Ophrys insectifera* L. (2 tables). (118). — **A. E. Bobrov.** Families of Pteridophyta in the U.S.S.R. flora. (124). — **M. I. Ismailov.** On polymorphism of species *Betula* L. in Tadjikistan. (2 textfigures). (127).

REVIEWS 137

D. V. Lebedev. Our forest trees. Popular-scientific monographies. Vol. 1. *Pinus silvestris* L. Vol. 2. *Pinus cembra*. (137).

THE HISTORY OF SCIENCE 139

E. A. Kniazhetskaya. At the sources of Russian botany. (To the 300th anniversary of Peter I birth). (139).

ANNIVERSARIES 148

A. V. Fisiunov. Ivan Nicanorovich Sheveliov. (To the 100th anniversary of birth). (148).

SCIENCE ABROAD 150

D. Yordanov and **St. Kozhukharov.** The Bulgarian Botanical Society and botanical science in Bulgaria. (150).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 154

O. F. Mikriukova. In the Presidium, sections and comissions of the All-Union Botanical Society. (154).

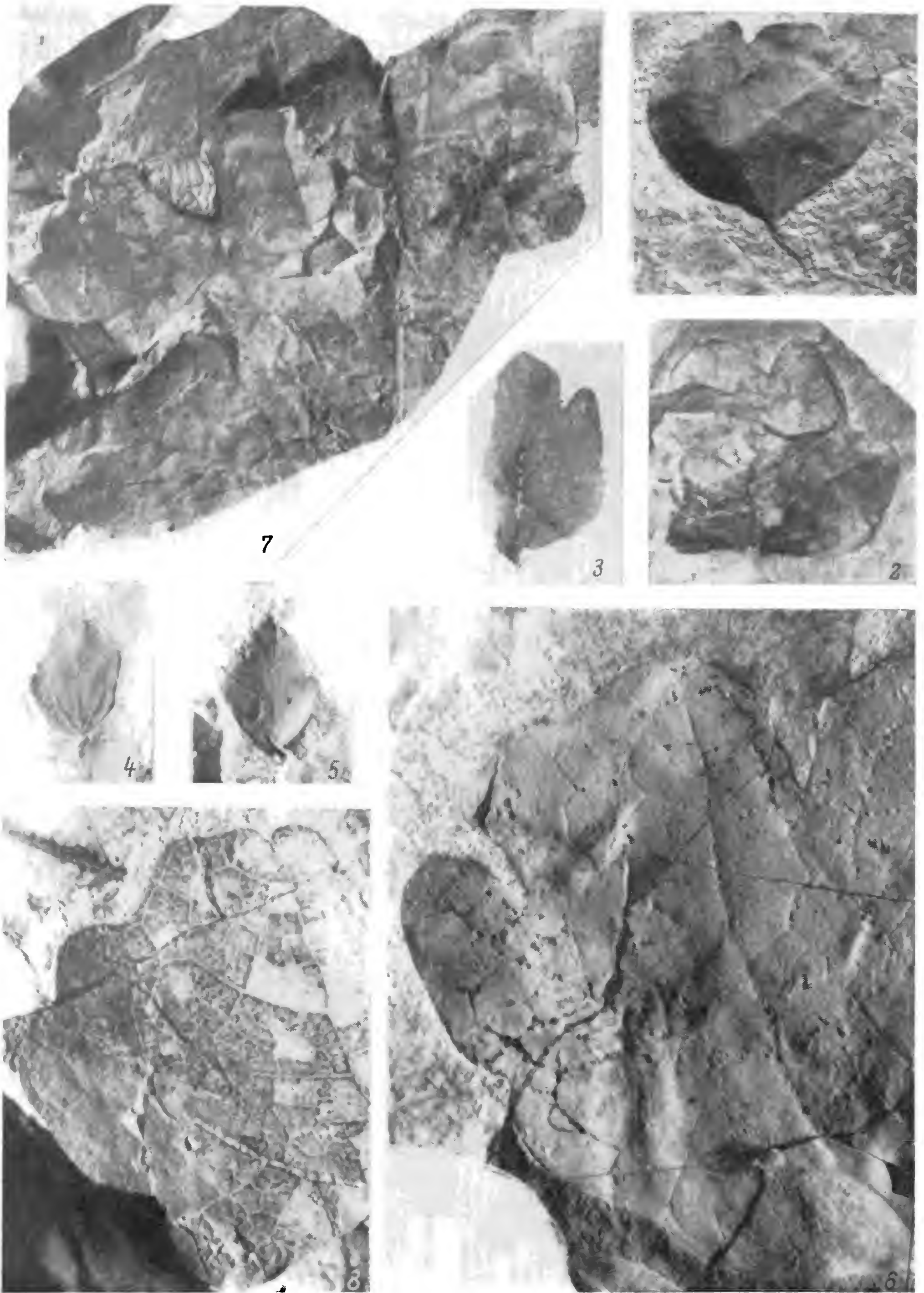


Таблица I

Cocculus schischkinii Iljinskaja sp. n., средний олигоцен г. Киин Кериш, колл. 999 (*1*, *2*, *5—8*) и колл. 999А (*3*, *4*).

1 — отп. 31а; *2* — отп. 2Г; *3* — отп. 56е; *4* — отп. 69А; *5* — отп. 28а; *6* — деталь отп. 49А (увел. 2.5); *7* — отп. 56а; *8* — его деталь (увел. 2.5).

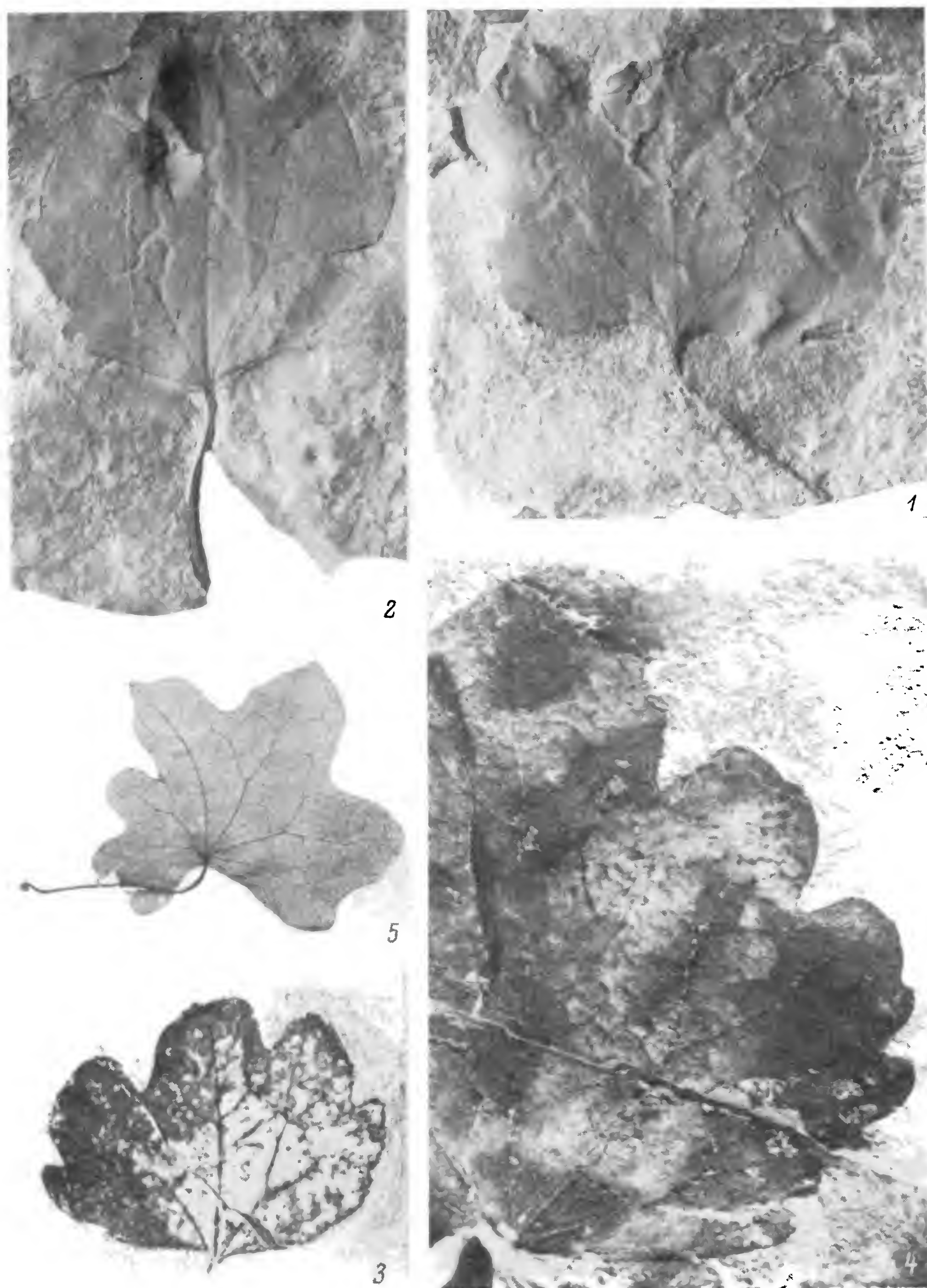


Таблица II

Cocculus schischkinii Iljinskaja sp. n., средний олигоцен г. Киин Кериш (*1—4*).

1 — голотип вида, отп. 61, колл. 999; *2* — отп. 59, колл. 999; *3* — отп. 56Аа, колл. 999А; *4* — деталь отп. 57Аа, колл. 999 (увел. 2.5). *Menispermum dahuricum* DC., гербарный экземпляр, оз. Ханка, окр. сел. Камень Рыболов, 30 V 1908, Н. В. Дюкина (*5*).

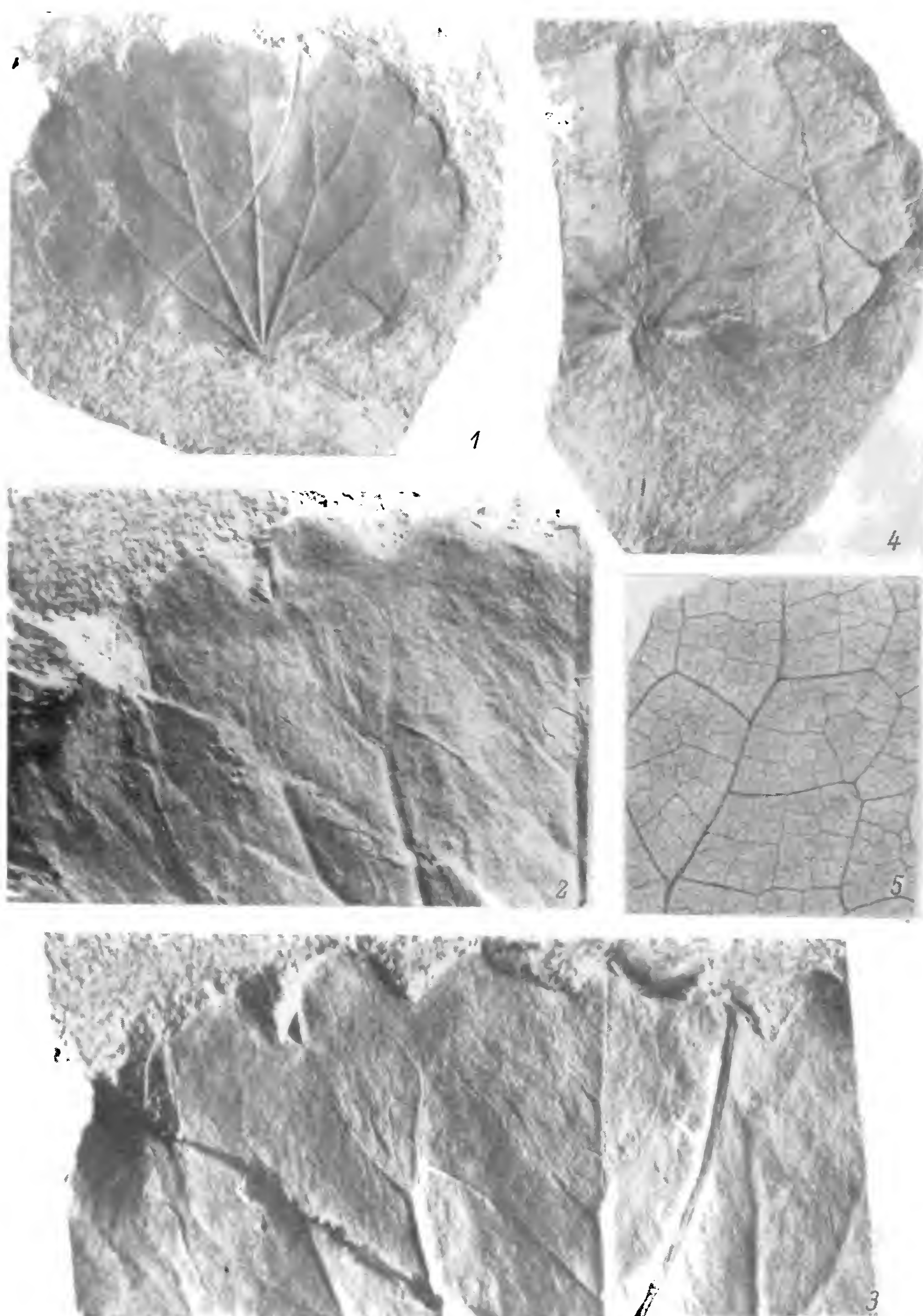


Таблица III.

Cocculus kryshtofovichii Iljinskaja sp. n., верхний мел, датский ярус, Буреинский Цагаян, колл. 6363 (*1—4*).

1 — голотип вида, отп. Е26-15; *2* — его деталь (увел. 2.5); *3* — его же деталь при другом освещении (увел. 2.5); *4* — отп. Е26-16; *5* — *Menispermum dahuricum* DC., деталь (увел. 2.5), в натуральную величину лист изображен на табл. II, *5*.



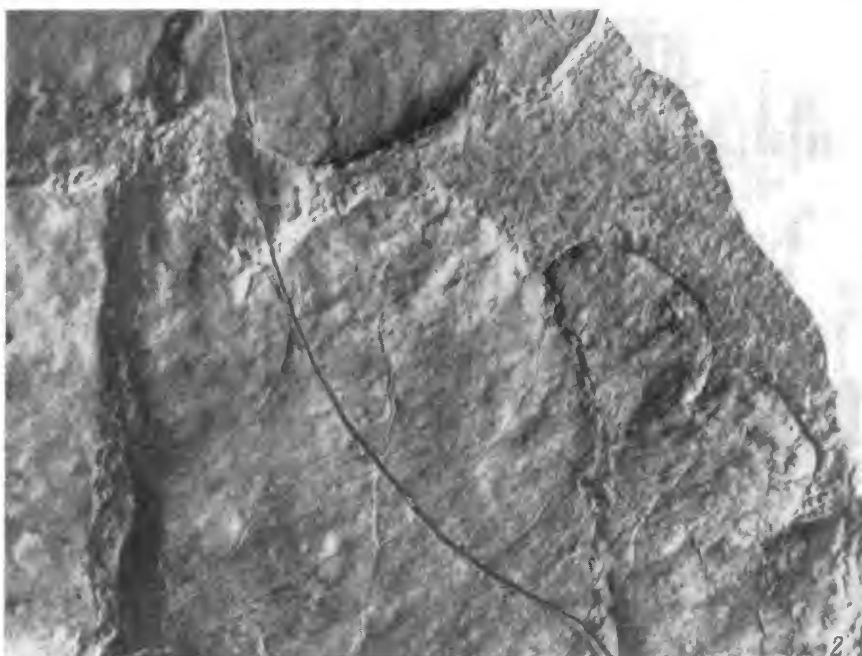


Таблица IV.

Cocculus kryshtofovichii Iljinskaja sp. n., верхний мел, датский ярус, Буреинский Цагаян, колл. 6363.

1 — отп. Е26-126; *2* — фрагмент Е26-16 (увел. 2.5).

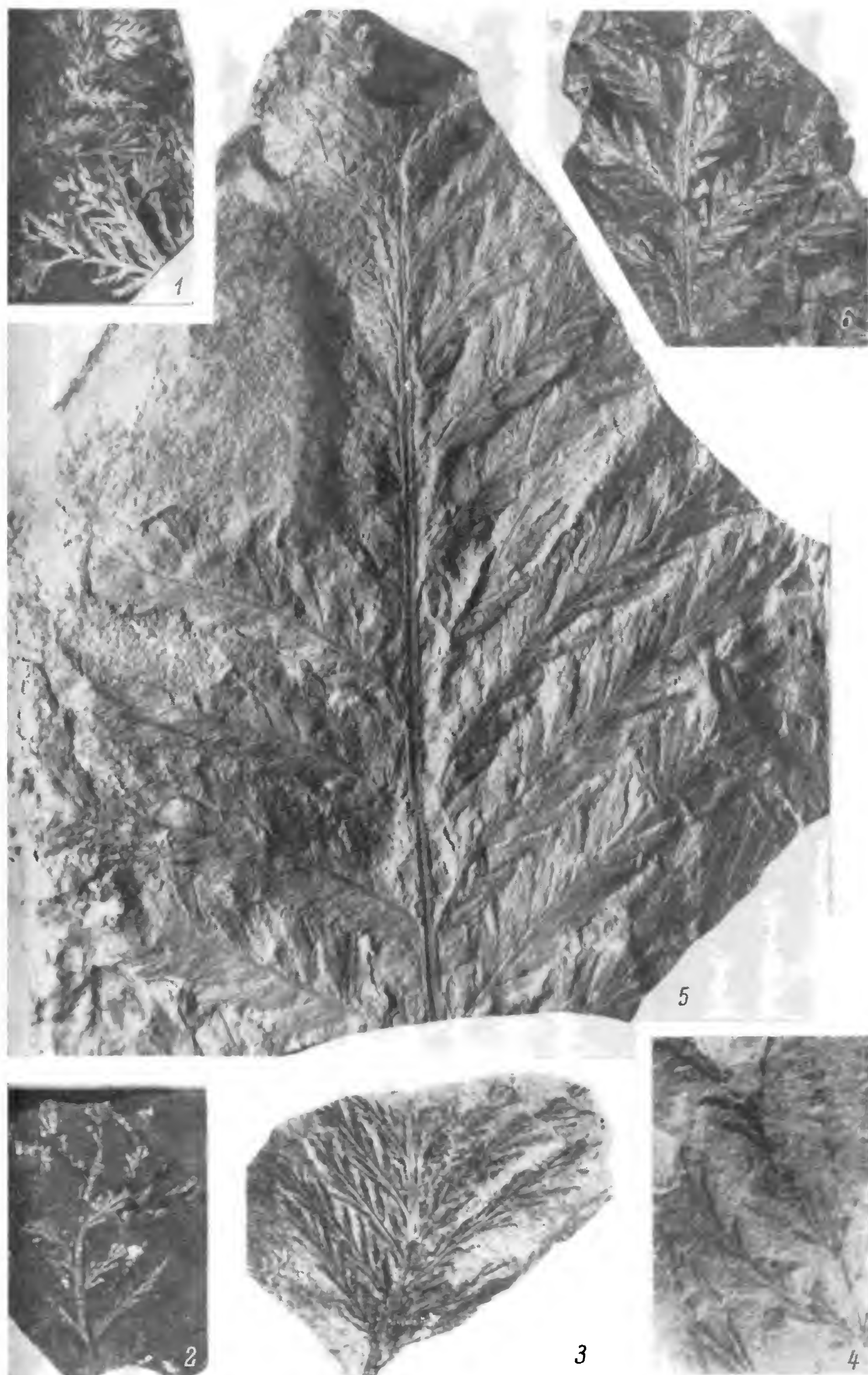


Таблица I

Birisia acutata Samyl. sp. n., все образцы изображены в натуральную величину.

1 — стерильные перья (р. Кен, колл. 510, обр. 20); *2* — спороносные перья (р. Кен, колл. 510, обр. 22); *3* и *4* — стерильные перья (р. Зырянка, колл. 508, обр. 254-3; колл. 508, обр. 254-9). *Birisia alata* (Pryn.) Samyl. comb. n.: *5* — верхняя часть крупного листа (р. Балыгычан, колл. 510, обр. 25); *6* — верхушка крупного пера (р. Кен, колл. 510, обр. 26).



Таблица II

Birisia ochotica Samyl sp. n., все образцы изображены в натуральную величину.

1 — верхняя часть крупного листа со стерильными и спороносными перьями, голотип (р. Армань, колл. 526, обр. 10); 2 — конечные перья спороносного листа (р. Армань, колл. 526, обр. 14). *Birisia acutata* Samyl. sp. n.: 3 — участок листа, голотип (р. Зырянка, колл. 508, обр. 254-10).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Г. А. Одуманова-Дунаева. О роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений. (С 6 рис.) 3
И. А. Ильинская. Уточнение объема рода *Trochodendroides* и новые ископаемые виды *Cocculus.* (С 4 рис. и 4 табл. рис.) 17
Т. Б. Фурса. К систематике рода *Citrullus* Schrad. (С 2 рис.) 31
В. Н. Гладкова. О происхождении подсемейства *Maloideae* 42
Б. А. Юрцев и П. Г. Жукова. Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. (С 3 рис.) 50
Н. В. Ловелиус. Колебания прироста древесных растений в 11-летнем цикле солнечной активности. (С 3 рис.) 64
Т. В. Седова. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. II. Некоторые особенности митоза у *Palmellococcus.* (С 1 рис.) 69
Э. С. Терехин. О возможности использования понятия «поведение» в изучении эволюции растений. (С 2 рис.) 75

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 90

Н. С. Данилова и Ю. В. Ласточкин. Прибор для раздельного изучения апикальной и базальной частей корня в связи с составом окружающего корень раствора. (С 3 рис.) (90).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 94

В. А. Самылина. *Birisia* — новый род меловых папоротников Сибири. (С 1 рис. и 2 табл. рис.). (94). — **О. В. Чернева.** Новый вид *Salvia* из Северной Африки. (101).

СООБЩЕНИЯ. 103

В. К. Василевская. Особый тип анатомической структуры в семействе *Chenopodiaceae.* (С 3 рис.) (103). — **Г. В. Васильева.** Материалы к сравнительной анатомии листа видов *Agathis* Salisb. (*Araucariaceae*). (С 9 рис.). (108). — **Г. И. Савина.** Развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera* L. (С 2 табл. рис.). (118). — **А. Е. Бобров.** Семейства папоротникообразных флоры СССР. (124). — **М. И. Исмаилов.** О полиморфизме таджикистанских видов *Betula* L. (С 2 рис.). (127).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 137

Д. В. Лебедев. Наши лесные деревья. Т. 1. Сосна обыкновенная. Т. 2. Сосна кедровая европейская. 1970—1971. (137).

ИСТОРИЯ НАУКИ 139

Е. А. Княжецкая. У истоков русской ботаники. (К 300-летию со дня рождения Петра I). (С 2 рис.) (139).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 148

А. В. Фисюнов. Иван Никанорович Шевелев. (К 100-летию со дня рождения). (148).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ 150

Д. Йорданов и Ст. Кожухаров. Болгарское Ботаническое общество и развитие ботаники в Болгарии. (150).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 154

О. Ф. Микрюкова. В Президиуме Всесоюзного ботанического общества. (154).

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Н. Атлас* и *Э. Н. Липпа*

Сдано в набор 12 X 1971 г. Подписано к печати 6/I 1972 г. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Печ. л. 10 + 3 вкл. ($^3/_8$ печ. л.) = 14.52 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.39. Тип. зак. 591.
М-14309. Тираж 2648.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056